

Міністерство освіти і науки України
Житомирський державний університет імені Івана Франка

Т.В. Андрійчук

**ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ ДВОХ ВИДІВ КАЛЮЖНИЦЬ
VIVIPARUS VIVIPARUS (LINNAEUS, 1758) І *VIVIPARUS
CONTECTUS* (MILLET, 1813) (GASTROPODA, VIVIPARIDAE)
У МЕЖАХ УКРАЇНИ**

Житомир
Вид-во ЖДУ ім. І. Франка
2019

УДК 594.32:575.18(477)

A65

Рекомендовано до друку рішенням вченої ради Житомирського державного університету імені Івана Франка (протокол № 6 від 26 червня 2019 р.)

Рецензенти:

Стадниченко А. П. – доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри зоології, біологічного моніторингу та охорони природи Житомирського державного університету імені Івана Франка.

Поліщук Н. М. – кандидат педагогічних наук, старший викладач кафедри методики викладання навчальних предметів КЗ «Житомирського обласного інституту післядипломної педагогічної освіти» Житомирської обласної ради.

Пінкіна Т.В. – кандидат біологічних наук, доцент кафедри біоресурсів, аквакультури та природничих наук Житомирського національного агроекологічного університету.

Андрійчук Т.В.

A 65

Порівняльний аналіз двох видів калюжниць *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) *Viviparus contectus* (Millet, 1810) (Gastropoda, Viviparida) у межах України: Моногр. – Житомир: Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2019. – 92 с.

В монографії представлено результати багаторічних досліджень автора щодо особливостей систематики, морфології, статеві структури та поширення молюсків роду *Viviparus* України.

Для зоологів, екологів, викладачів та студентів природничих і педагогічних спеціальностей вищих навчальних закладів, вчителів біології.

УДК 594.32:575.18(477)

© Андрійчук Т.В., 2019

ЗМІСТ

Передмова	4
Розділ 1. Актуальність дослідження проблеми	6
Розділ 2. Матеріал та методика дослідження	19
Розділ 3. Алозимна мінливість досліджених видів	25
3. 1. Опис ферментних систем, мінливість та генетична диференціація видів	25
3. 2. Генногеографічна структура <i>V. viviparus</i> у межах України	28
Розділ 4. Географічне поширення та чисельність видів	36
Розділ 5. Співвідношення статей та плодючість	49
5. 1. Співвідношення статей	49
5. 2. Плодючість	53
Розділ 6. Каріотипова мінливість	61
6.1. Опис каріотипів	61
6.2. Статевий диморфізм на рівні хромосом	65
Розділ 7. Життєві стратегії калюжниць і їх особливості	73
Список використаних джерел	78
Додатки	

ПЕРЕДМОВА

Черевоніг молюски роду *Viviparus* Montfort, 1810 відіграють значну роль в прісноводних екосистемах України, займаючи значну частину бентосу. Вони беруть участь у процесах самоочищення, слугують біоіндикаторами антропогенного впливу, є проміжними хазяїнами гельмінтів.

Однак, стосовно цих молюсків існує низка невирішених питань, серед яких: таксономічна структура європейських *Viviparidae* Gray, 1847, адже число видів і їх родова належність за оцінками різних дослідників суттєво відрізняються; сучасна чисельність та її тенденції, динаміка ареалів. Останні питання є особливо актуальними, зважаючи на вкрай негативну екологічну ситуацію, що склалась у водних системах України.

Виходячи з вище означеного, актуальним було б порівняльне дослідження мінливості відносно численних та екологічно досить близьких східноєвропейських видів: калюжниці річкової *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) та калюжниці болотяної *Viviparus contectus* (Millet, 1813) за комплексом ознак. Слід зазначити, що за способом життя ці види, хоча і досить подібні, однак в існуючих умовах водойм України перейшли до різних життєвих стратегій. Очевидно, що головними причинами різних стратегій у цих видів стало руйнування природних екосистем, які стали особливо небезпечними для калюжниці болотяної [7]. Слід врахувати, що в підтриманні стабільно високої чисельності видів важливу роль відіграє зберігання умов і форм розмноження. В останньому випадку мова може йти про порушення нормального статевого процесу при переході до агамії і партеногенезу, що є досить актуальним для ряду груп безхребетних, де хромосомні механізми визначення статі ще не сформовані, а це означає можливість реверсії статі, гермафродитизм і спонтанний партеногенез. Що стосується європейських представників роду *Viviparus*, то докази партеногенезу тут не отримані, хоча співвідношення статей, наприклад, в українських популяціях, буває різко зміщеним в бік самок, а в деяких вибірках самці взагалі відсутні [34].

Особливості статевої структури і явище статевого диморфізму викликають теоретичний та еволюційний інтерес. У цьому відношенні особливо актуальними є дослідження початкових періодів становлення статевого розмноження на основі двостатевості. Таким чином, порівняльне дослідження двох досить близьких, але з різною адаптивною стратегією видів, в плані їх мінливості та статевої структури, яке базується на використанні різних підходів, в тому числі і генетичних, буде досить актуальним.

Роботу виконано на базі Житомирського державного університету імені Івана Франка у межах комплексної теми: „Тваринний світ України (систематика, поширення, екологія, біологія) в умовах глобальних змін клімату Землі (№ 0112U0022636).

Висловлюю глибоку вдячність науковому керівнику д. б. н., професору С. В. Межжеріну за ідеї та консультації при виконанні роботи й підготовці рукопису. Автор також дуже вдячний за сприяння у виконанні роботи та цінні поради завідувачу кафедри зоології, біологічного моніторингу та охорони природи Житомирського державного університету імені Івана Франка д. б. н., професору А. П. Стадниченко. Особлива подяка н. с., к. б. н. О. І. Жалай. Надзвичайна вдячність за постійну підтримку у роботі, за консультації з проведення каріотипової обробки матеріалу завідувачу кафедри екології, природокористування та біології людини д. б. н., професору О. В. Гарбару, за допомогу у зборі матеріалу д. б. н., професору Л. М. (Янович) Шевчук, ректору Житомирського державного університету імені Івана Франка д.б.н., професору Г.Є. Киричук, а також всьому колективу кафедри зоології, біологічного моніторингу та охорони природи . Особлива подяка кандидатам біологічних наук Л. В. Федоренку та А. В. Кулішу. Неформальна подяка к.б.н. В.М. Титарю за сприяння в отриманні результатів з ГІС-моделювання.

РОЗДІЛ 1

АКТУАЛЬНІСТЬ ДОСЛІДЖЕННЯ ПРОБЛЕМИ

До роду калюжниць *Viviparus* Montfort, 1810, що відноситься до родини калюжницевих Viviparidae Gray, 1847 належать червононогі молюски середніх розмірів. Це досить стародавня група прісноводних молюсків, яка відома з карбонового періоду, зараз вони поширені у прісних водоймах Північної Америки та Євразії. [48]. Ці молюски відіграють неабияку роль в водних екосистемах, є проміжними хазяїнами багатьох видів трематод, що мають досить значне епізоотологічне значення [52].

Калюжниці є живородними роздільностатевими червононогими молюсками. Запліднені в тілі самки яйця розвиваються в яйцепроводі, в кінцевому відділі якого при вагітності знаходяться зародки різних стадій розвитку. Розмноження відбувається протягом всього року, так як і навесні, влітку, і взимку можна знайти самок з добре розвинутими зародками, число яких коливається в досить широких межах і становить до 50-70 ембріонів різного віку на одну самку [18, 25, 35, 75].

Калюжниці населяють більшість річок, озер, боліт і навіть штучних водойм України [7, 8, 23, 28, 41, 51]. Найбільш звичайними місцями їхнього існування є мілководдя, які утворені в результаті затоплення річок та їх притоки з глибинами до 2-3 м, де калюжниці поселяються як на відкритих ґрунтах різних типів – мули, замулені піски, так і зарості повітряно-водних рослин з плаваючими листками [9]. Калюжниці дуже витривалі до низьких температур. Закриваючи устя черепашки роговою кришечкою, вони легко впадають в оціпеніння. При цьому можуть навіть вмерзати в лід, оживають при настанні сприятливих умов.

Щільність їх поселень залежить від біотопу [25, 35]. На ділянках мілководь на ґрунтах з дуже слабким розвитком вищої водної рослинності або взагалі її позбавленої щільність популяцій коливається в широких межах

– від 10-20 екз/м², тоді як в щільних заростях вищої водної рослинності їх відносна чисельність може сягати 1,0-1,8 тис. екз/м². Оскільки калюжниці – великі за розмірами організми, то навіть при невеликій щільності поселення вони створюють значну біомасу до 40-60 г/м² на слабо замулених пісках і до 1,4-2,6 кг/м² в заростях вищих водних рослин [25]. Також заселяють вони і глибоководні зони – колишні русла річок з глибинами до 3-7 м, досягаючи іноді досить значної чисельності – до 700-800 екз/м².

Слід зазначити, що за існуючими відомостями [25, 51] сучасна зустрічальність цих найбільш масових для України видів калюжниць є досить різною. Явно більш масовим і більш поширеним є *V. viviparus*. З огляду на ту обставину, що за своїми екологічними уподобаннями ці види досить подібні, обидва надають перевагу заростям вищої трав'янистої рослинності, хоча перший вид більше приваблюють річкові системи з течією, а другий водойми зі стоячою водою [4], виникає питання щодо причин різної чисельності їх популяцій і навіть ресурсів в Україні взагалі. Можна припустити, що у цих видів зараз досить різна життєва стратегія у розумінні Л. Г. Раменського [43]. *V. viviparus* з певними зауваженнями можна віднести до видів-патієнтів. Такі організми здатні існувати за рахунок незначних ресурсів і добре адаптуються до досить сурових умов середовища. Тоді як *V. contectus* в сучасних умовах слід вважати видом-експлерентом, тобто видом, що не здатен створювати значну конкуренцію, однак час від часу він може різко збільшувати чисельність популяцій і свою представленість в ценозах. Звідси також виникає декілька питань. Перше, чи дійсно і якщо так, то в чому причини того, що ці два екологічно близьких види зараз перейшли до різних життєвих стратегій. Друге, наскільки і яким чином різниця у життєвих стратегіях відбивається на головних адаптивних показниках виду, таких як мінливість і стабільність розвитку, плодючість, статева структура і таке інше. Очевидно, що для того щоб отримати відповіді на запитання потрібно провести порівняльний аналіз як деяких ключових екологічних параметрів цих видів, так і вказаних біологічних характеристик.

Перші відомості щодо представників роду *Viviparus* спиралися на незрозумілі і нечіткі видові діагнози і носили лише описовий фауністичний характер [15, 59]. Це ускладнює видову ідентифікацію особин і в свій час призвело до певних непорозумінь. Разом з тим в ряді робіт [77] все ж таки були наведені зображення черепашки екземплярів, що дозволяє при історичному аналізі систематичних поглядів більшою мірою спиратися саме на ці роботи.

Тільки, починаючи з ХХ ст. [7, 8, 28] в працях, що були присвячені морфології, способу життя, диханню, розмноженню та поширенню молюсків роду *Viviparus*, стає очевидним з якими саме видами мали справу дослідники минулого. Тим не менш, саме в цей період описується найбільше число спірних видів. Адже у той час дослідники намагалися надати статус виду будь-якій морфологічній формі, не зважаючи на те, що це могло бути наслідком модифікаційної мінливості. Внаслідок чого, за різними авторами число видів роду *Viviparus* було дуже значним і коливалось в досить значних межах. Так, Ж. Бургінья описав 37 видів цього роду [63], К. Вестерленд – 18 [93], В. Кобельт – 19 [77].

Очевидно, найсуттєвішим внеском у вивчення біології та таксономії східноєвропейських вівіпарід є серія праць В.І. Жадіна [16, 17, 18, 19, 20, 21, 22]. У своїй фундаментальній монографії „Моллюски пресных и солоноватых вод СССР» [21] він виділив для водойм колишнього СРСР три види роду *Viviparus* Montfort, 1810. Це два західнопалеарктичних види з європейськими типами ареалів: калюжниця річкова *V. viviparus* та калюжниця болотяна *V. contectus* (Millet, 1813) та східнопалеарктичний вид *V. hungaricus* (Nazaу, 1881). В цій роботі В.І. Жадін чітко підкреслює, що представники роду *Viviparus* є дуже мінливими організмами і майже кожна водойма відповідно до хімічного складу води відкладає на форму і розміри черепашки свій відбиток, що може при формальному підході призвести до опису значного числа штучних таксонів.

Найбільш вживаною серед європейських малакологів є концепція,

відповідно до якої усі калюжниці Viviparidae Європи відносяться до одного роду *Viviparus* [21, 62, 67, 68, 69, 79, 97] При цьому, у межах Європейського континенту зазвичай нараховують п'ять видів (табл. 1.1), серед яких за уявленнями цих дослідників в Східній і Центральній Європі поширені лише *V. viviparus* і *V. contectus*, які чітко між собою відрізняються за формою черепашки, особливо її верхівкою, характером обертів, наявністю або відсутністю пупка, товщиною стінки черепашки. На Півдні Європи деякі дослідники [97] виділяють ще декілька вікарних по відношенню до *V. viviparus* видів, морфологічні діагнози яких є менш надійними ніж між останнім видом та *V. contectus* і більш спираються на кількісні ніж на якісні ознаки.

1. *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) має значний ареал мешкає на півночі і сході Європи. На Півдні і Центрі Європи його географічно заміщують три близьких види.

2. *Viviparus ater* (Christofori and Jan, 1832) заселяє північні райони Італії. Представників цього виду було знайдено в озерах Швейцарії, де він був штучно інтродукований. За існуючими даними цей вид або досить широко поширений [4, 5, 50, 51], в Україні, або, навпаки, зустрічається лише в окремих пунктах [45]. Слід зазначити, що дані щодо поширення виду в Україні ґрунтуються не на генетичних, а суто морфологічних оцінках.

3. *Viviparus acerosus* (Bourguignat, 1880). Центральноевропейський вид, що заселяє басейн Дунаю. Відповідно зустрічається в усіх Придунайських країнах [92], хоча безпосередньо на нижній течії Дунаю у межах України попередніми дослідниками не відмічався. Слід зауважити, що малакологи наукової школи Я. І. Старобогатова, вважають цей вид конспецифічним *V. ater* [50]. За уявленнями російських малакологів можливі знахідки цього виду в басейні Дніпра та Дністра.

4. *Viviparus tamilletus* (Kuster, 1852). Досить вузький ендемік, що живе на Балканах в Албанії.

5. *Viviparus contectus* ([Millet](#), 1813) заселяє всю Європу, а також

Західний Сибір. Живе у симпатрії з *V. viviparus*, *V. acerosus* і *V. ater*.

Особливої думки щодо таксономії родини Viviparidae притримуються деякі пострадянські дослідники – послідовники малакологічної школи Я. І. Старобогатова. Згідно їх поглядів таксономічна структура цієї родини значно складніша і включає більше число таксонів видового та родового рівнів [5, 37, 39, 44, 46, 50]. Так, за схемою запропонованою Т. Я. Ситніковою та Я. І. Старобогатовим [48] об'єм родини зменшився, адже з неї в якості окремих родин вийшли Bellamyidae і Lioplasidae. В результаті чого, ареал родини став розірваним, адже до неї стали входити види, що, з одного боку, живуть в східній частині Північної Америки, а, з іншого, в Європі та Західній Азії. Згідно цієї класифікації родина Viviparidae у вузькому розумінні складається з кількох родів. При цьому в Європі представлені два роди *Viviparus* і *Contectiana*. Спираючись на сукупність конхіологічних ознак, будову статевої системи і радули, а також морфо-функціональні особливості в кожному роді було виділено низку видів [50, 51] (табл. 1.1). Так, якщо за В. І. Жадіним в Східній Європі присутні лише два види, що в цілому збігається з уявленнями західноєвропейських дослідників, які, як зазначалося вище, до списку крім того включають ще три південно європейських види близьких до *V. viviparus*, то за уявленнями представників школи Я. І. Старобогатова їх значно більше: дев'ять у межах роду *Viviparus* і вісім у межах роду *Contectiana*.

Таблиця 1.1.

Таксономічна структура родини Viviparidae Європи за різними авторами

За В. І. Жадіним ¹	За О.В. Черногоренко ²⁻³	За західноєвропейськими дослідниками ⁴⁻⁵
	<i>V. viviparus</i> *	
	<i>V. ater</i> *	
	<i>V. sphaeridius</i> *	

Продовження таблиці 1.1.

	<i>V. costae</i>	
--	------------------	--

	<i>V. vistulae</i>	
	<i>V. rossmaessleri</i> *	
	<i>V. hellenica</i>	<i>V. acerosus</i> *
<i>Viviparus viviparus</i> *, <i>V. contectus</i> *	<i>V. blanci</i> <i>V. graecus</i> <i>Contectiana</i> <i>contecta</i> *	<i>V. ater</i> * <i>V. mamilletus</i> <i>V. viviparus</i> *
	<i>C. listeri</i> *	<i>V. contectus</i> *
	<i>C. fennica</i> *	
	<i>C. turrita</i> *	
	<i>C. kormosi</i> *	
	<i>C. ladogensis</i>	
	<i>C. zebra</i>	
	<i>C. janinensis</i>	

* Види, існування яких в Україні доведено або припускається. 1 – (Жадін, 1952), 2 – (Черногоренко, 1988), 3 – (Черногоренко, 1988), 4 – (Maier Brook, 1995), 5 – (Glöer, 2002).

Що стосується видового складу на території України, то й тут існують не просто різні точки зору, а й суттєві протиріччя, навіть у межах однієї наукової школи. Відповідно до концепції В. І. Жадіна в Україні представлені лише два види *V. viviparus* та *V. contectus*. Тоді як згідно поглядів прихильників.

Тоді як згідно поглядів прихильників Я. І. Старобогатова число видів цієї родини в Україні сягає дев'яти [5] (табл. 1.1). Якщо взяти за основу систему європейських дослідників з урахуванням певних міркувань українських та російських дослідників, то виходить, що у межах України можливо існування чотирьох видів *V. viviparus*, *V. acerosus*, *V. ater* та *V. contectus*. При цьому дані щодо присутності *V. acerosus* та *V. ater* є досить дискусійними.

Щодо *V. ater* в низці досліджень, що були виконані наприкінці ХХ ст. і пов'язані з ревізією цієї систематичної групи прихильниками концепції Я. І. Старобогатова, цей вид позначається як широко розповсюджений в

водоймах України, включаючи басейн Дніпра, Дністра та Дунаю [4, 5, 24, 50, 51]. Однак в останній роботі, що присвячена мінливості видів цієї групи і що була виконана в рамках цієї систематичної концепції [44] цей вид в другому десятилітті ХХІ ст. згадується у межах України як представлений лише у вигляді однієї ізольованої популяції зі ставку смт. Немешасво Київської області [45]. Що стосується *V. acerosus*, то його присутність в Україні більше припускається ніж доведена. Такі самі протиріччя у фауністичних зведеннях стосуються і представників роду *Contectiana*. Якщо західноєвропейська школа та В. І Жадін вважають в Україні реальним присутність лише одного виду *V. contectus*, то за системою О. В. Черногоренко [53] тут може нараховуватися п'ять видів. Причому за різними даними фауністичних зведень та досліджень їх число може коливатися від одного – це *C. listeri* [44], двох *C. contecta* та *C. listeri* [4] до п'яти [5] (див. табл. 1.1). Ці всі протиріччя дають певні підстави вважати більш практичною широкую концепцію щодо видового складу вівіпарід України, яка передбачає один рід з двома видами.

Тим не менш, з зазначеного вище обговорення можна зробити певний висновок, що у межах України досить поширеними і звичайними видами є, так би мовити, традиційні види *V. viviparus* та *V. contectus*, що стосується інших видів, то потрібні певні спеціальні дослідження, зокрема генетичні, які б могли би підтвердити їх реальність.

Традиційно цитогенетичні методи посідають одне з головних місць у вирішенні спірних питань систематики, уточненні таксономічного статусу організмів, з'ясуванні філогенетичних зв'язків [10, 38]. Причому перші дослідження у цьому напрямку були зроблені ще в 1930-х роках, коли була встановлена видоспецифічність числа, форми та розмірів хромосом – всього того, що згодом було названо каріотипом [26]. З тих пір було чітко доведено, що каріотип є однією з найбільш сталих систематичних ознак. Саме тому роботи з питань систематики еукаріотичних багатоклітинних організмів зараз неможливі без застосування цих методів.

Перші роботи, які були пов'язані з каріологічними дослідженнями вівіпарід з'явилися ще на зорі каріотипування в 1930/50-х роках XX століття [68, 69, 85, 86]. Це були роботи по дослідженню переважно представників роду *Viviparus*. Тоді вже були виявлені диплоїдні набори хромосом таких видів як *V. contectus* $2n = 14$; *V. viviparus* (?*ater*) $2n = 18$ та *V. georgianus* $2n = 24$ [68, 85, 86]. Проте дані дослідження проводилися лише на рівні визначення кількості хромосом, детального аналізу каріотипу не було проведено. Це було пов'язано з тим, що на той час методи дослідження хромосом та аналітичний апарат тільки почали розвиватися. У 1950-х роках XX століття каріологічні дослідження вівіпарід продовжилися, зокрема було встановлено і описано каріотипи таких видів, як *V. bengalensis* ($2n = 22$), та *V. subpurpureus* ($2n = 26$) [88].

З огляду на проведену ревізію родини вівіпарід радянськими дослідниками були виконані каріологічні дослідження видів у розумінні О.В. Черногоренко [50] з метою підтвердження цієї системи. Всього О. В. Павлюченковою [39] було досліджено сім видів. На рівні числа хромосом вона підтвердила дані отримані ще у 1930-х роках. У представників роду *Viviparus* в розумінні О. В. Черногоренко $2n = 18$, а у представників роду *Contectiana* в розумінні О. В. Черногоренко $2n = 14$. Певні відмінності між видами були зареєстровані на рівні хромосомної формули, зокрема, що стосується числа метацентриків та субметацентриків (табл. 1.2).

У 2000 році Баршане зі співавторами [62] описали каріотипи п'яти видів вівіпарід у таксономічному розумінні європейських дослідників: *V. viviparus*, *V. contectus*, *V. ater*, *V. acerosus*, *V. mamilletus*. Ними встановлено морфологічний тип хромосом, визначено відносну довжину хромосом і центромерний індекс вищезгаданих видів, при цьому у трьох видів (*V. ater*, *V. acerosus*, *V. mamilletus*) виявлені статеві хромосоми. Результати підтверджують існуючі дані, щодо суттєвої різниці у числі хромосом між *V. viviparus* та *V. contectus* (у першого $2n = 18$, у другого $2n = 14$). При цьому у трьох інших європейських видів було виявлено таке саме як і у

V. viviparus число хромосом. Різниця між чотирма видами з $2n = 18$ полягала лише у різному співвідношенні числа метацентричних та субметацентричних хромосом, а також у наявності гетероморфної статеві пари хромосом ZW - типу у трьох південно європейських видів. Слід зазначити, що статевих хромосом XY - типу на відміну від О. В. Павлюченкової, яка їх знайшла у всіх досліджених видів, Баршане зі співавторами [62] не виявили. Також існують відмінності і в хромосомних формулах, якщо для *V. viviparus* Баршане і інші [62] вказують $16m + 2sm$, то О. В. Павлюченкова $14m + 2sm + XY$, для *V. ater* – $14m + 2sm - m + 2sm (ZZ/ZW)$ і $12m + 4m + XY$ відповідно. Різниця у хромосомній формулі в останньому випадку особливо відчутна. Є різниці у хромосомних формулах і *V. contectus*.

Таким чином, головний результат щодо каріологічних даних підтверджують різні наукові школи: види *V. viviparus* та *V. contectus* мають різне число хромосом. Однак, що стосується хромосомних формул та хромосомних механізмів визначення статі існують чіткі розбіжності, які можуть бути викликані як методичними похибками одного з дослідників, географічною мінливістю гетерохроматинових блоків у межах виду і навіть різною видовою належністю досліджених молюсків. Очевидно, що на це питання потрібно дати чітку відповідь, що може бути зроблено при каріологічному дослідженні молюсків з території України.

Ще одним з напрямів дослідження систематичних відношень організмів на генетичному рівні є алозимний аналіз або біохімічне генне маркування. Підхід заснований на використанні електрофоретичних алозимних маркерів – алельних варіантах ферментів і водорозчинних структурних білків. Це явище генетичної мінливості на рівні поліпептидних ланцюгів називається поліморфізм білків. Застосування цього методу в таксономії різних груп організмів висвітлено в ряді морфологічних зведень [1, 2, 3, 12, 27, 47]. Не були обійдені увагою і дослідники, які займалися питаннями алозимної мінливості, молюсків роду *Viviparus* [67, 76, 87]. Особливий інтерес викликає робота польських колег [67], які провели маркування чотирьох європейських

видів цього роду: *V. viviparus*, *V. ater*, *V. acerosus*, *V. contectus*. Найбільш важливим результатом даної роботи є дані про генетичну дискретність всіх чотирьох видів, тобто докази фіксацій альтернативних алелей по ряду локусів. При цьому генетично досить відокремленим виявився вид *V. contectus*, який має 14 пар хромосом, тоді як три останніх види з 18 хромосомами, взятих із різних географічних локалітетів, сформували власний підкласстер. При чому південні види *V. ater*, *V. acerosus* були генетично найбільш близькими. Оскільки дане дослідження стосувалося і морфологічних параметрів черепашки, то автори дослідження зробили висновок про високу консервативність конхіологічних морфометричних параметрів на фоні значних генетичних відмінностей. При цьому авторами було зроблено висновок, що філогенія, основана на морфометричних показниках форми черепашки, може бути не просто малонадійною, але навіть і помилковою, а історичні реконструкції, основані на цьому підході, можуть бути легко переглянутими.

Таким чином, алозимний аналіз, так само як і каріологічний, в цілому підтверджує правильність систематичної концепції відносно числа видів, які визнаються більшістю дослідниками. Очевидно, потрібно вважати, принаймні, в Південній і Західній Європі п'яти видів вівіпарід (*V. viviparus*, *V. ater*, *V. acerosus*, *V. contectus*, *V. mamilletus*). Що стосується того, чи відносяться ці види до одного роду або двох різних, то тут потрібно вважати можливим існування декількох думок:

1. Два окремих роди: *Viviparus*, представники яких мають 18 хромосом і загальні якісні морфологічні ознаки, що пов'язані з формою черепашки, і *Contectiana* з 14 хромосомами;
2. Два різних підроди: *Viviparus* і *Contectiana* відповідно;
3. Два види: один на даному рівні повинен розглядатися як монотиповий *V. contectus*, а другий – політиповий надвид *Viviparus* (*superspecies viviparus*), який складається із п'яти вікарних видів: східно- і західноєвропейського *V. viviparus*, балканського *V. mamilletus*,

східноапенінського *V. ater* і *V. acerosus*, який мешкає в басейні Середнього Дунаю.

Остання концепція є найбільш продуктивною, оскільки вікарні види утворюють зони парapatрії, в яких відбувається гібридизація. Це явище безсумнівно буде викликати підвищений інтерес малакологів і генетиків до цієї групи молюсків і стимулювати подальші дослідження.

Відмінності особин чоловічої та жіночої статі за будовою тіла прийнято називати статевим диморфізмом. Як правило, статевий диморфізм полягає у відмінностях особин різної статі за розмірами та пропорціями, причому чітких тенденцій не існує. Навіть у межах однієї систематичної групи (наприклад у межах класів птахи і ссавці) у одних видів самці можуть бути крупніші за самок, а в інших, навпаки. Крім того у високорозвинутих тварин статевий диморфізм може стосуватися забарвлення шкіри, оперення або може бути пов'язаний з появою у особин конкретної статі специфічних структур таких як роги, борода, грива і таке інше.

Вважається, що статевий диморфізм – це явище, яке має адаптивне значення і воно спрямоване на більш ефективне відтворення собі подібних. Однак, потрібно взяти до уваги, що оскільки статева належність це завжди чітко визначений стан, то з цього випливає, що особливості індивідуального розвитку самок і самців запрограмовані. Звідси, абсолютно природно, що морфологічно дорослі самки і самці повинні відрізнятися як за своєю фізіологією, так і анатомією.

У роздільностатевих видів черевоногих молюсків також є чіткі відмінності в розмірах і пропорціях черепашки самок і самців [78, 91]. Зокрема, наявність чіткого статевого диморфізму відмічалось ще В.І. Жадіним [18] для *V. viviparus* за низкою пропорцій черепашки. В даний час такі дослідження також проводяться і очевидно не втратили своєї актуальності. Зокрема для виду *V. subpurpureus* за допомогою прийомів геометричної морфометрії [81] були встановлені відмінності самок і самців за пропорціями черепашки. В цьому зв'язку безсумнівно є актуальним

порівняння характеру статевого диморфізму у двох видів прісноводних молюсків з різною життєвою стратегією в екологічних умовах сучасної України.

Співвідношення самок і самців в поселеннях тварин є важливим показником структури популяції і, як вважається, відображає її репродуктивний потенціал. Цей класичний показник, традиційно привертав увагу багатьох дослідників і, здавалося б давно повинен був вичерпати своє науково- пізнавальне значення. Тим не менш, і зараз цьому питанню присвячені не тільки окремі статті загального характеру [94, 95, 96], але навіть і монографічні зведення [90]. За усіма існуючими зведеннями вважається, що найбільш бажаним для виду і популяції є співвідношення близьке 1:1, хоча і при деякому переважанні самок. Саме в таких ситуаціях може бути досягнутий максимальний ефект, коли успішно запліднюються статеві продукти всіх самок. Однак таке співвідношення статей – це не абсолютне правило, в тому числі і у молюсків. На практиці співвідношення між самками та самцями в популяціях навіть одного виду, що розмножується амфіміктично, може коливатися в досить широких межах.

Потрібно сказати, що у випадках сингамного визначення статі, коли на 100% діють хромосомні механізми, співвідношення статей як правило близьке до 1:1, однак, тим не менш, і тут є мінімальні відхилення, що пов'язані з локальними генетичними особливостями популяції. А якщо мова йде про епігамне запліднення статі, то відхилення від рівноважного співвідношення статей є нормою і очевидно, викликається різного роду факторами навколишнього середовища. Так, наприклад, в популяціях риб в оптимальних умовах співвідношення статей самок і самців близьке до рівного [36], тоді як стреси навколишнього середовища, як правило, призводять до різкого дефіциту самок [65].

Що стосується молюсків, а саме черевоногих, у яких хромосомне визначення статі – це, скоріш за все, виключення, ніж правило, то в більшості робіт, які присвячені цьому питанню, підкреслюється нестабільність

співвідношення статей і певна залежність переважання особин тієї чи іншої статі від умов існування [56, 58, 60, 64].

Що стосується молюсків роду *Viviparus*, зокрема європейських представників, то більшість дослідників вказують на рівне співвідношення [18, 25, 74, 75], хоча і з певними виключеннями.

РОЗДІЛ 2

МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИ

Material

Фактичною основою для дослідження послужили власні збори молюсків, зроблені дисертантом в період 2009-2014 рр. з 16 регіонів України. Збір охоплює практично всю територію України (рис. 2.1). Загалом була використана 41 вибірка та генетично ідентифіковано 943 екз. молюсків (табл.2.1, Додаток А).

Використано також колекції черепашок молюсків роду *Viviparus* Національного науково-природничого музею (ННПМ) НАН України (Київ) та Державного природничого музею (ДПМ) НАН України (Львів), що містять збори з різних регіонів України. Всього було проаналізовано біля 12.287 екз.

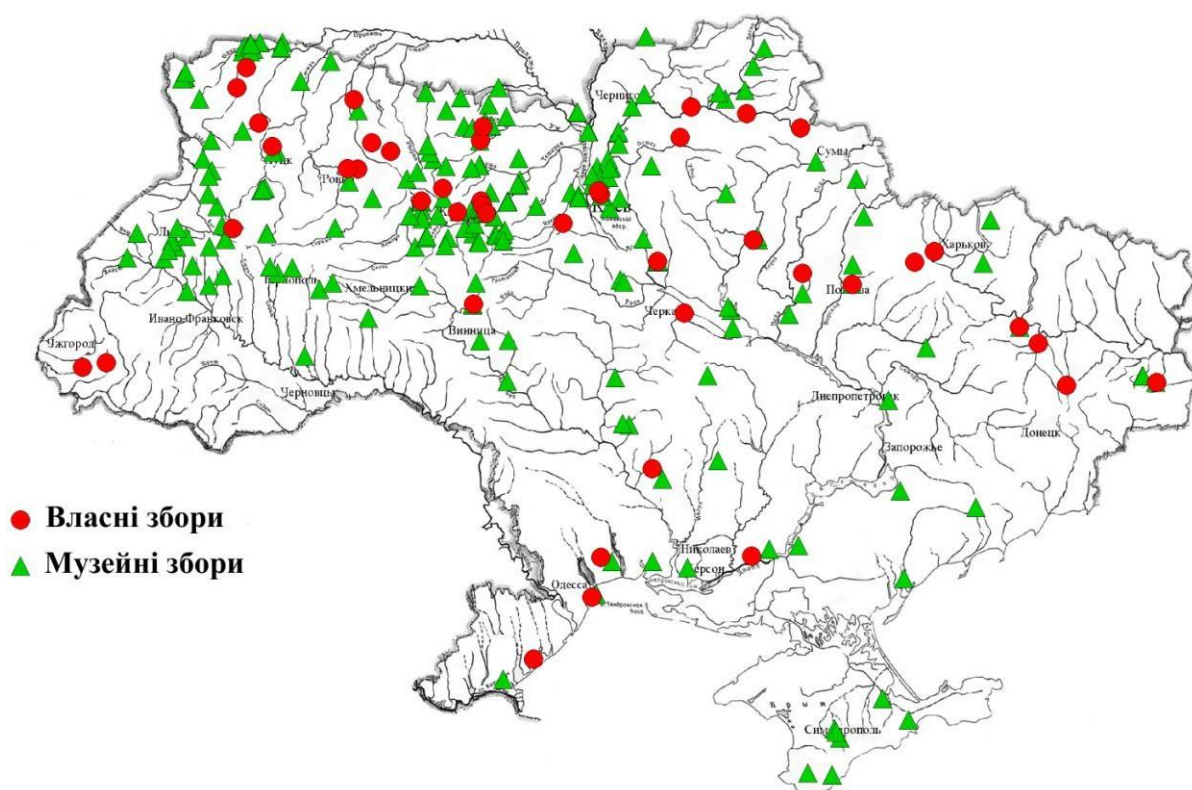


Рис.2.1. Пункти збору матеріалу молюсків.

Методи

Аналіз конхіологічних ознак

Для морфометричного аналізу конхіологічних ознак відбиралися дорослі особини з 5-6 обертами черепашки. Всього використано 943 екземпляра молюсків. Вимірювання черепашки досліджуваних форм проводили за наступними параметрами: висота (ВЧ) і ширина (ШЧ) черепашки, висота (ВУ) і ширина (ШУ) устя, висота (ВК) і ширина (ШК) кришечки, висота завитка (ВЗ), висота останнього оберту (ВОО) та кількість обертів (КО). Ширину черепашки виміряли перпендикулярно до її осі. Виміри здійснювали за допомогою штангенциркуля з точністю до 0,1 мм. На основі лінійних параметрів було розраховано конхіологічні індекси: співвідношення: висоти черепашки до її ширини (ВЧ/ШЧ), висоти черепашки до висоти її устя (ВЧ/ВУ), висоти черепашки до ширини її устя (ВЧ/ШУ), висоти черепашки до висоти її кришечки (ВЧ/ВК), висоти черепашки до ширини її кришечки (ВЧ/ШК), висоти черепашки до висоти її останнього оберту (ВЧ/ВОО), висоти черепашки до висоти її завитка (ВЧ/ВЗ). Враховувалися також якісні характеристики черепашок: кількість обертів, їх опуклість, відкритий чи закритий пупок.

Визначення статі

Критерієм за яким визначали самця і самку слугує перш за все, праве щупальце, яке досить видозмінене. В статевій системі самців наявна довга еякуляторна камера (розширена мускульна трубка перед основою правого щупальця, яке відіграє роль копулятивного апарату), проте відсутня простата, сім'яник дволопатекий, легко відділений від тканини травної залози, і розташований у верхній частині внутрішнього мішка.

Що стосується статевої системи самок, то білкова залоза самок розташована вентрально відносно паліального яйцепроводу і по довжині дорівнює верхньому коліну матки. Запліднені в тілі самки яйця розвиваються

в яйцепроводі, в кінцевій частині якого при вагітності можна знаходити зародки більш пізніх стадій розвитку. Розмноження проходить протягом всього року так як і восени, влітку і взимку можна знаходити самок з майже розвиненими зародками, число яких варіює від 12 до 25. Новонароджені калюжниці, які одразу ж починають вести такий же спосіб життя, як і дорослі, відрізняються від останніх не тільки розмірами, але також і наявністю на їх черепашці конхіолінових бахромчатих виростів, які розташовані в декілька рядів вздовж завитка черепашки, так що остання набуває мохнатого вигляду. В подальшому ці бахромки опадають, проте ще деякий час у молодих молюсків можна спостерігати на черепашці спіральні ряди щетинок, які відповідають місцям розташування конхіолінових виростів [51].

Електрофоретичні дослідження

Для аналізу використовували м'язи ноги. Екстракт готували, гомогенізуючи шматочок тканини з розчином 10% сахарози з домішкою бромфенолового синього.

Електрофоретичний аналіз проводили у 7,5%-му поліакриламідному гелі в тріс-ЕДТА•Na₂-боратній системі з рН 8,5 [83]. Досліджувалась мінливість наступних ферментів: аспартатамінотрансферази (Aat), малатдегідрогенази (Mdh), супероксиддисмутази (Sod), неспецифічних естераз (Es). Для подальшого аналізу обрано два ферменти малатдегідрогеназа і неспецифічні естерази, у яких були виявлені видоспецифічні спектри. Електрофорез Es здійснювали протягом 1 год 20 хв., а Mdh — 2 год. 30 хв. при напрузі 200 V і силі струму 140 mA. Фарбування гелів проводилося за стандартними методиками [71]. Отримані електрофореграми сканували.

Методика отримання хромосомних препаратів

Матеріалом для дослідження послужили два види молюсків: *V. viviparus* та *V. contectus*. Молюсків збирали у період їх найбільшої статевої активності (травень – серпень). Спочатку визначали стать. Препарати

хромосом готували за методикою висушених препаратів з попереднім коліцинуванням тварин. Молодих тварин протягом 16–16,30 годин витримували у 0,02 % розчині колхіцину. Для дослідження хромосомних наборів використовували матеріал гонади, який після вилучення подрібнювали і гіпотонували 15–20 хвилин у дистильованій воді. Потім матеріал фіксували в суміші етанолу та льодяної оцтової кислоти (3:1). Препарати готували методом відбитку. Клітинну суспензію розкапували за допомогою капілярної піпетки на чисті предметні шкельця. Препарати висушували і фарбували протягом 20–25 хв. у 4-8 % розчині азур-еозину за Романовським, виготовленому на фосфатному буфері (pH=6,8).

Аналіз мікропрепаратів здійснювали під мікроскопом „ХУ – В2, ULAB” (фотонасадки з збільшенням 100×10). Для подальшого дослідження відбирали метафазні пластинки з задовільним розміщенням хромосом та приблизно однаковим рівнем спіралізації. Аналізували не менше 50 метафазних пластинок. Для статистичного аналізу розмірних характеристик хромосом вимірювали не менше десяти метафазних пластинок кожного виду. Визначали довжину хромосом, довжину великого та малого плеч.

Подібну методику використовувала Павлюченкова О. В. [39]. Нею були використані сім’яники самців, тканини ембріонів та зяброві пелюстки самок. Для збільшення кількості метафазних пластинок в ногу молюска попередньо вводили 0,1 мл 0,01% розчину вінбластину сульфату.

Методика аналізу препаратів і визначення основних характеристик каріотипу

При проведенні каріологічного аналізу на препаратах гонад визначали:

1. Загальне число хромосом диплоїдного набору (2n);
2. Форму хромосом (визначалась кількість мета- і субметацентриків та різко не рівноплечих хромосом);
3. Число хромосомних плеч (NF).

Для мікрофотографування відбирали метафазні пластинки з хорошим розташуванням хромосом і приблизно однаковим ступенем спіралізації.

Фотознімки здійснювали за допомогою мікроскопів -XY – B2, ULAB з фотонасадками при збільшенні 100x10.

Для каріограмного аналізу окремі хромосоми вирізали з фотографії метафазної пластинки в програмі Adobe Photoshop CS5. Підібрані за принципом подібності (розмір, положення центромери, наявність супутників та вторинних перетяжок) пари гомологічних хромосом розташовували коротким плечем догори в порядку зменшення їх розміру. Плечі хромосом вимірювали з допомогою лінійки з точністю до десятих долей міліметра. Для кожної хромосомної пари визначали такі показники:

1. Абсолютну довжину хромосом (LA, мкм);
2. Відносну довжину хромосом (LR, %) – відношення абсолютної довжини хромосом до загальної довжини гаплоїдного набору;
3. Центромерний індекс (IC, %) – відношення довжини короткого плеча до загальної довжини хромосоми.

Оскільки всі хромосоми у досліджених нами видів належать до макрохромосом (морфологію хромосом можна визначити візуально, а їх розмір перевищує 1 мкм), використали класифікацію, запропоновану К. Тірію-К'євро: хромосоми визначали як метацентричні при значеннях C_i від 37,5 до 50,0, субметацентричні при значеннях C_i від 25,0 до 37,5 субтелоцентричні при значеннях C_i 12,5 до 25,0%.

Лінійні параметри хромосомних наборів оброблено методами варіаційної статистики (STATISTICA 6.0). Розраховано середні значення показників (\bar{x}), похибки до них (m_x). Як критерій для створення однорідної вибірки використано сумарну довжину першої (найдовшої) та останньої (найкоротшої) пар хромосом. На основі середніх значень індексів RL та C_i побудовано ідіограми каріотипів досліджуваних видів.

Оцінка плодючості

Дослідження по вивченню плодючості калюжниць проводили з квітня по жовтень. Дані дослідження проводили в природі, шляхом систематичного підрахунку молоді. З метою оцінки сезонної та річної стабільності і

взаємозв'язку між співвідношенням статей і плодючістю кожного місяця із стаціонарних пунктів відбиралися молюски *V. contectus* різного розміру, від 30 до 60 штук. Спочатку вимірювали висоту черепашки. Визначали стать. Потім робили розтин молюска та підраховували кількість ембріонів. Рахували ембріони на всіх стадіях розвитку.

Картографія та ГІС-моделювання

Просторовий аналіз розподілу алелів проведено за допомогою програми Mapinfo Professional v.7.8. Для побудови генногеографічних карт використовували програму DIVA GIS.

Крім того, в роботі передбачалося провести ГІС-моделювання, кінцевим результатом якого мало стати встановлення можливого поширення видів, ґрунтуючись на особливостях їх сучасних ареалів і місць перебування. Така процедура здійснювалася за допомогою комп'ютерного моделювання на основі технології геоінформаційних систем (ГІС). При цьому встановлене місцезнаходження виду прив'язувалось до відомого набору 35 сучасних біокліматичних показників з електронної бази CliMond. [98]. З цією метою розроблені різні моделі, зокрема, та, що використана в даній роботі – Maxent [84]. Вона дозволяє використання навіть неповних і фрагментарних даних про поширення видів або їхніх генотипів. Враховуючи значення окремих біокліматичних параметрів на території, де зареєстровано перебування особини виду, складається просторова модель, у якій комбінації параметрів сприятливі для перебування відзначаються на електронній карті. У літературі подібний підхід одержав назву «моделювання екологічної ніші» [49].

Статистичний аналіз

Статистична обробка матеріалів здійснювалась за допомогою пакету прикладних статистичних програм STATISTICA 6.0. та Microsoft Excel v. 9.0. Для географічного аналізу записів бази використовували програмний ГІС пакет MapInfo Professional.

РОЗДІЛ 3

АЛОЗИМНА МІНЛИВІСТЬ І СИСТЕМАТИЧНИЙ СТАТУС ГЕОГРАФІЧНИХ ФОРМ І ПРОБЛЕМА СПІРНИХ ВИДІВ

3.1. Опис ферментних систем, мінливість та генетична диференціація видів

При електрофоретичному аналізі цілого ряду ферментів і структурних білків м'язів ноги були отримані чіткі і інтерпретовані дані щодо мінливості наступних локусів: *Aat-1* – локус, що кодує розчинну форму аспаратамінотрансферази; *Mdh-1A* і *Mdh-1B* – два дуплікованих локуси, що кодують розчинну форму малатдегідрогенази; *Mdh-2* – локус, що кодує мітохондріальну форму малатдегідрогенази; *Sod-1* – локус, що кодує розчинну форму супероксиддисмутази; *Pgm* – локус, що кодує фосфоглюкомутазу; *Es-1A* і *Es-1B* – два дуплікованих локуси, що кодують неспецифічні естерази (те, що ці локуси дупліковані чітко впливає із спектрів неспецифічних естераз *V. contectus*); *AcPh* – локус, що кодує кислу фосфатазу; *Lap* – локус, що кодує лейцинамінопептидазу. Таким чином, всього було ідентифіковано 10 ферментних локусів.

Окремий інтерес у даному випадку представляє мінливість таких ферментів як розчинна форма малатдегідрогенази і неспецифічні естерази у *V. contectus*. Судячи з електрофореграм (рис. 3.1, а, б), ці ферменти у калюжниці кодуються двома дуплікованими локусами, оскільки представлені на гелях багатьма спектрами. Це означає, що досить імовірно, що ці два види в своєму історичному розвитку пройшли поліплоїдну стадію, що повинно було відобразитись на кількості локусів і відповідно фракцій, які були виявлені на електрофореграми.

Мінливість вивчених ферментів як у межах видів, так і між ними представлена в табл. 3.1. Насамперед, кидається в очі практично повна відсутність спільних алельних варіантів у цих двох видів. Єдине виключення

локус *Sod-1*, продукт якого має у двох видів молюсків однакову електрофоретичну рухливість. Така ступінь відмінності при тому, що вивчена досить значна вибірка із 10 локусів, свідчить про надзвичайно високий рівень генетичної дивергенції цих двох видів.

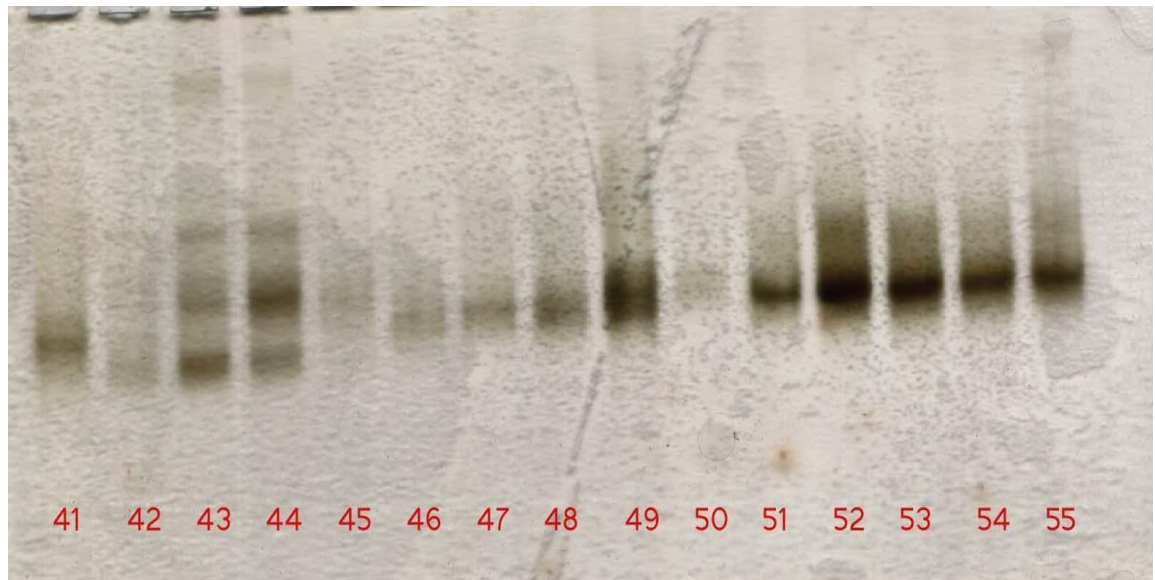


Рис. 3.1. А Електрофоретичні спектри неспецифічних естераз у двох видів калюжниць: №№ 41, 46-55 особини *V. viviparus*. №№ 42-45 особини *V. contectus*, в спектрах яких представлені потрійні гібридні спектри.

Цей рівень дивергенції набагато вище, ніж той, що спостерігається при порівнянні видів роду *Theodoxus* [33]. Для порівняння, подібний рівень дивергенції на рівні алозимів можна спостерігати, наприклад, при співставленні різних представників підродини двостулкових молюсків *Anadontinae* і *Unioninae* [31]. У птахів і ссавців [32] такий ступінь генетичної диференціації за алозимами також знаходиться на рівні або навіть вище рівня родини. Ця обставина досить важлива, оскільки може дозволити вирішити проблему таксономічного членування калюжниць. Як вже наголошувалося раніше, європейські дослідники припускають максимум підродове членування роду *Viviparus*, тоді як російські і деякі українські малакологи вважають за можливе існування лише двох видів одного роду. Отримані в

даному дослідженні матеріали дають певні підстави вважати молюсків *V. viviparus* і *V. contectus* представниками різних родів *Viviparus* і *Contectiana* відповідно.

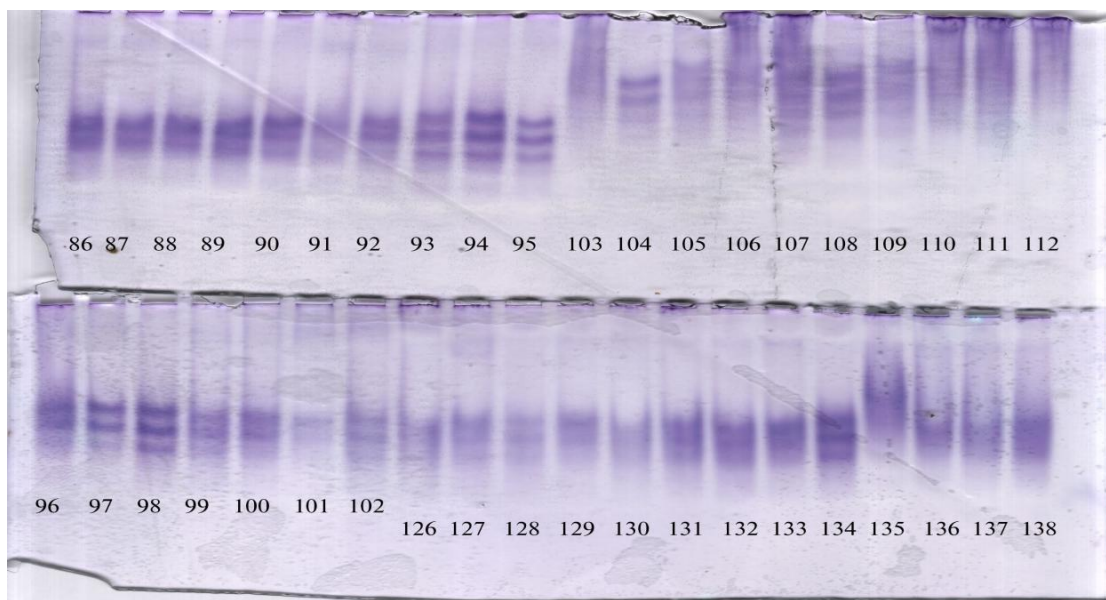


Рис. 3.1.Б Електрофоретичні спектри малатдегідрогенази (локуси *Mdh-1A*, *Mdh-1B*) у калюжниці: а – розчинна форма: №№ 86-102, 126-134, 136-138 – особини *V. viviparus* і №№ 60-65, 135 – особини *V. contectus*.

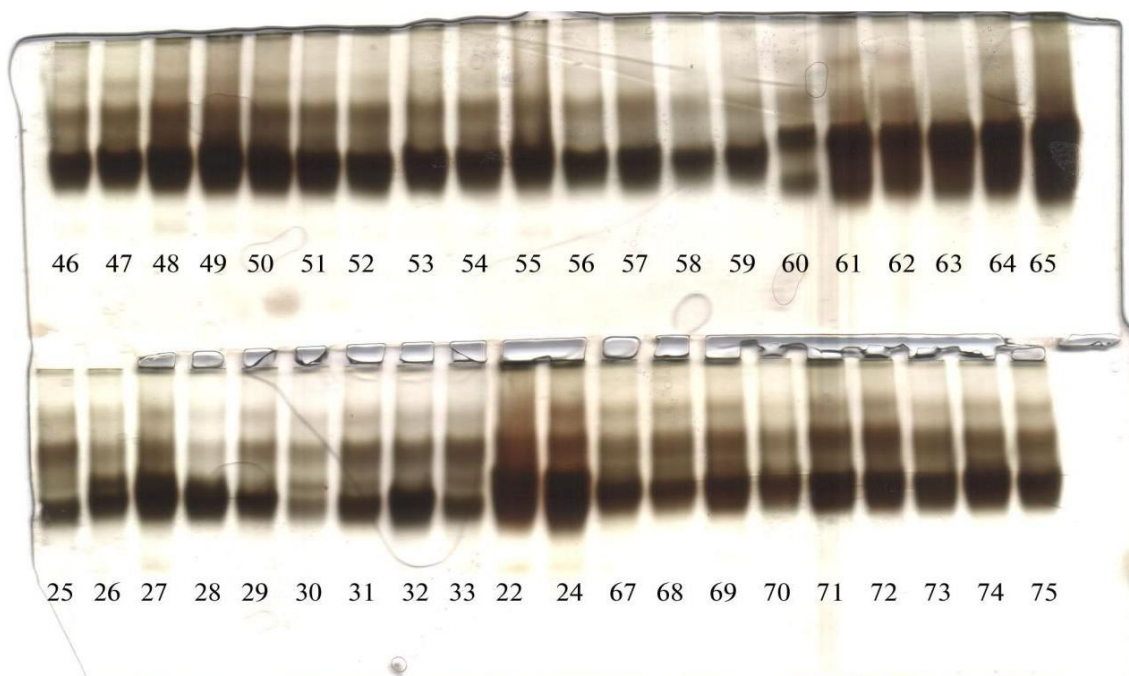


Рис. 3.2. Електрофоретичні спектри неспецифічних естераз у калюжниці №№ 25-33 (р. Дунай, с. Вилково), 46-59, 67-75 (р. Сіверський Донець) – особини *V. viviparus* і №№ 22-24, 60-65 – особини *V. contectus*.

Однак, слід підкреслити деяку невідповідність отриманих в даній роботі результатів, даним з генетичної диференціації *V. viviparus* і *V. contectus* інших дослідників. Так, польські дослідники [67] виявили фіксації альтернативних алелей по 7 локусам з 12 досліджених, що дає генетичну дистанцію по М. Неї [82] між цими видами на рівні 0,96-0,99. Італійські малакологи [87] дають схожий з даними польських дослідників рівень генетичної диференціації – 6 локусів із 10 між видами *V. viviparus* і *V. ater*. Це приблизно відповідає значенню генетичної дистанції, яка була отримана польськими дослідниками.

3.2. Генногеографічна структура *V. viviparus* у межах України

Як відомо [31, 34] у межах широкоареальних видів прісноводних молюсків досить часто можна виділити ряд парapatричних форм, які схильні до гібридизації одна з одною, утворюючи при цьому зони з достатньо широкими зонами генних інтрогресій. Розташування цих зон у межах, наприклад, України пов'язано з різного роду річковими басейнами. Особливий інтерес в контексті даного дослідження представляють гібридні зони у межах ареалів двох видів легеневих гастропод *Lymnaea stagnalis* s. lato і *Planorbarius corneus* s. lato [34]. Ареали цих парapatричних видів розташовані на Правобережній і Лівобережній частинах України, а гібридна зона проходить приблизно у відповідності до русла Дніпра. При цьому механізми стабілізації гібридних зон у цих двох молюсків різні: в комплексі *Lymnaea stagnalis* s. lato в якості стабілізуючих більше домінували екологічні фактори, а, в другому з *Planorbarius corneus* s. lato, очевидно генетичні. В цьому сенсі виникає питання про відновлюваність результату, отриманого у легеневих молюсків, на передньозябрових гастроподах роду *Viviparus*. Оскільки вид *V. contectus* у межах вивченої частини ареалу виявився мономорфним, то проведення генногеографічного дослідження з цим видом виявився на даній вибірці локусів неможливим, тоді як вид *V. viviparus* мав поліморфні локуси, із яких один *Es-1* показав чітку географічну мінливість.

При цьому алельний варіант $Es-1^{99}$, який кодує продукт з більш повільною електрофоретичною рухливістю (рис. 3.1.-3.2), був фіксований в популяціях із басейну Сіверського Дінця, тоді як по всьому Правобережжю, в Дунаї і навіть Лівобережних притоках Дніпра в популяціях *V. viviparus* був наявний виключно альтернативний алель $Es-1^{100}$ (рис. 3.3).

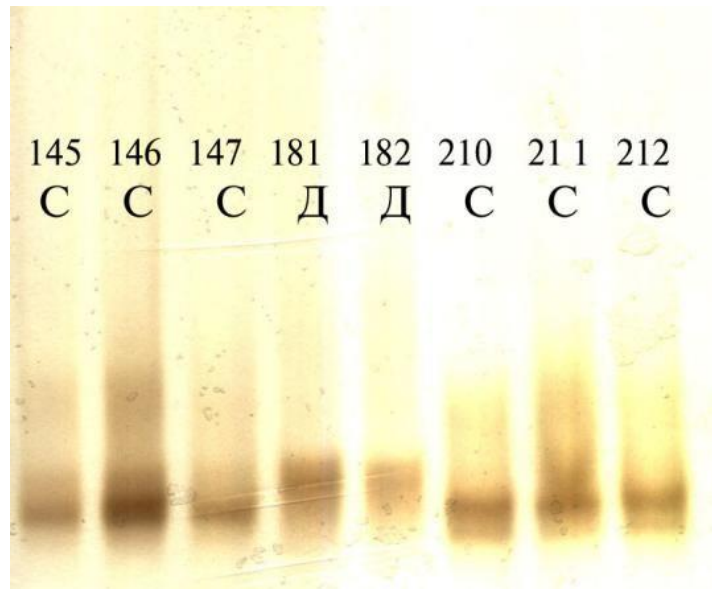


Рис. 3.3. Спектри неспецифічних естераз у калюжниці річкової *V. viviparus* із різних водойм: №№ 146-147 – р. Сейм, м. Батурин Чернігівська область; №№ 181-182 Люботинське озеро, Харківська область; №№ 210-212 р. Мертвовід, м. Вознесенск, Миколаївська область.

*Позначення: С – продукт, який відповідає алелю $Es-1^{100}$, Д – продукт, який відповідає алелю $Es-1^{99}$.

Побудована на основі розподілу частот алелей генногеографічна карта, представлена на рис. 3.3. Її аналіз вказує на визначення певних відмінностей структури парapatричних ареалів у досліджуваного виду передньозябрових *V. viviparus* у порівнянні з видами легеневих молюсків *L. stagnalis* s. lato і *P. corneus* s. lato. Перш за все це відсутність гібридної зони між парapatричними формами, які ймовірно заслуговують статусу вікарних видів.

Це означає, що у вибірках із лівобережних притоків Дніпра (Ворсклі,

Пслі, Сулі) не виявлено наявності алелю $Es-1^{99}$. Так само як в серії вибірок із Сіверського Дінця не знайдено алель $Es-1^{100}$. Звідси з високою ступінню імовірності можна стверджувати, що між парпатричними формами *V. viviparus* існує більш надійна репродуктивна ізоляція, ніж між вище згаданими видами легеневих молюсків.

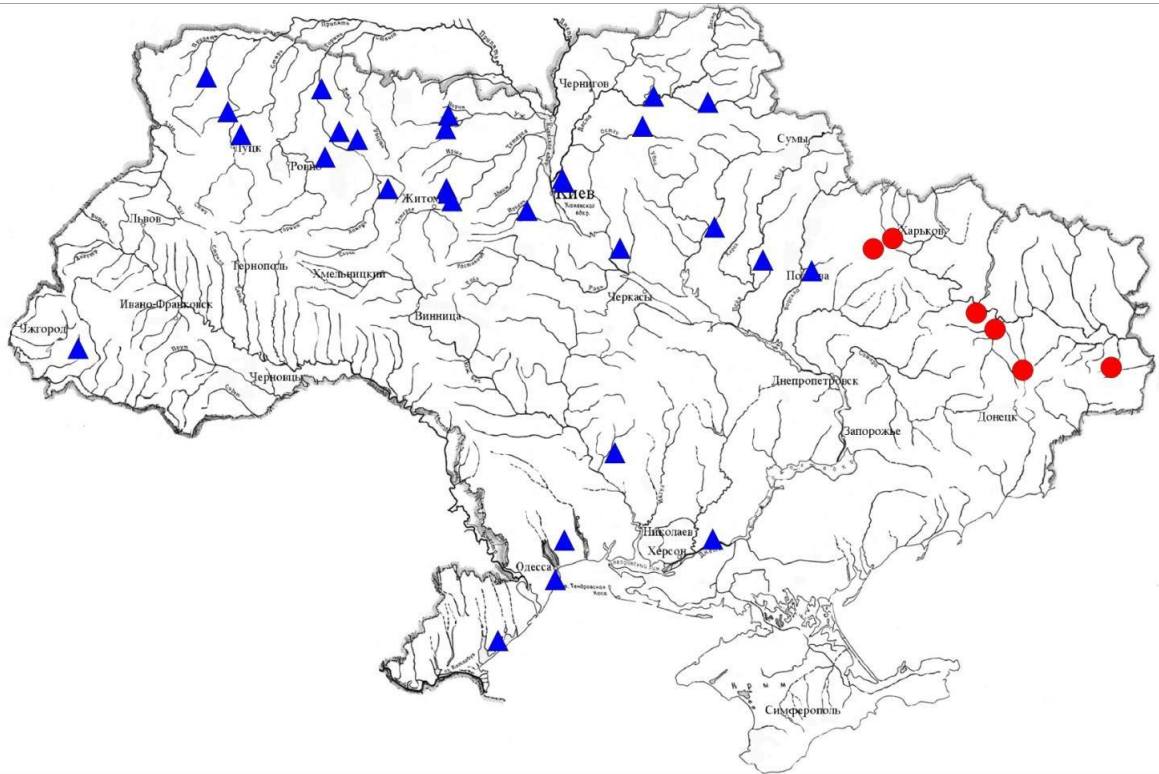


Рис. 3.4. Генногеографічна карта, що відображає розподіл частот генів локусу $Es-1$ в популяціях *V. viviparus* у межах України. Фіксація алелю $Es-1^a$ в популяції – трикутники, фіксація алелю $Es-1^b$ – круги.

Наукова достовірність отриманих даних про таксономічну неоднорідність *V. viviparus* і його диференціацію на східну та західну форми може бути підтверджена і морфологічним аналізом. Зокрема, мова йде про використання з цією метою ряду ознак та індексів (табл. 3.2). Виходячи із представлених в табл. 3.2. значень, можна зробити висновок, що при відносно однаковій висоті черепашки сіверськодонецькі молюски відрізняються меншим розміром устя і меншою шириною завитка (рис. 3.4).

Таблиця 3.2

Середнє значення ознак (М) і їх стандартна похибка (m) для промірів і індексів черепашки особин *V. viviparus* із різних регіонів, а також результати дисперсійного аналізу. (F – критерій Фішера, p – ступінь вірогідності).

Ознаки	Сіверський Донець			Західна і Центральна Україна			F	P
	N	M	m	N	M	m		
ВЧ	79	2,33	0,03	581	2,46	0,02	6,28	0,012
ШЧ	79	1,53	0,02	581	1,71	0,01	31,41	0,000
ВУ	79	1,33	0,01	581	1,45	0,01	23,17	0,000
ШУ	79	1,13	0,01	581	1,23	0,01	20,65	0,000
ВКР	79	1,21	0,01	581	1,30	0,01	18,26	0,000
ШКР	79	1,01	0,01	581	1,09	0,01	17,00	0,000
ВОО	79	1,05	0,01	581	1,17	0,01	20,38	0,000
КО	79	4,96	0,02	581	4,99	0,01	1,55	0,214
ВЗ	79	1,61	0,02	581	1,61	0,02	0,01	0,904
ШЧ/ВЧ	79	0,66	0,00	581	0,70	0,00	66,43	0,000
ВУ/ВЧ	79	0,57	0,00	581	0,59	0,00	16,37	0,000
ШУ/ВЧ	79	0,49	0,00	581	0,50	0,00	13,57	0,000
ВКР/ВЧ	79	0,52	0,00	581	0,53	0,00	8,76	0,003
ШКР/ВЧ	79	0,43	0,00	581	0,45	0,00	6,97	0,008
ВОО/ВЧ	79	0,45	0,00	581	0,46	0,00	0,80	0,373
ВЧ/КО	79	2,15	0,02	581	2,08	0,01	2,97	0,085
ВЗ/ВЧ	79	0,69	0,00	581	0,67	0,00	10,40	0,001

Ще одним доказом того, що між сіверськодонецькою і західно-центрально українськими формами *V. viviparus* існують відповідні відмінності слугує дискримінантний аналіз (табл. 3.3). Не дивлячись на те, що в цілому була отримана досить висока ступінь дискримінації на рівні 89,1%, тим не менш, слід відмітити неоднозначність цієї дискримінації для досліджених форм. Якщо західні і центрально-українські молюски дискримінуються досить надійно (на 97,3%), то сіверськодонецькі досить слабо – 29,1%.



Рис. 3.5. Зовнішній вигляд черепашки *V. viviparus* із басейну р. Сіверський Донець (А) і р. Тетерів (В).

Це означає, що за своїми морфологічним параметрами ця східна група майже повністю потрапляє у межі мінливості більш широкоареальної західної групи популяцій. В принципі, низька ступінь дискримінації за морфологічними ознаками – явище для вікарних форм досить природне і, наприклад, за наявністю очевидних зовнішніх відмінностей черепашок східних і західних аловидів *L. stagnalis* і *P. corneus* реальна дискримінація за сукупністю промірів також є малоефективною [11, 54].

Таблиця 3.3

Матриця дискримінантного аналізу географічних генетично дискретних форм *V. viviparus*

Локалітети		%	1	2
Західна і Центральна Україна	1	97,3	565	16
Басейн Сіверського Дінця	2	29,1	56	23
В цілому		89,1	621	39

Як відомо, стабілізація зон видової парapatрії може здійснюватися за допомогою ряду факторів: географічних (ландшафтних), екологічних і генетичних. Причому в ряді випадків наявність географічного або ландшафтного фактора в якості механізму стабілізації є абсолютно очевидною. Так, наприклад, має місце у вже ставши класичному випадку інтрогресивної гібридизації двох видів безхвостих амфібій – кумок *Bombina bombina* та *Bombina variegata* [72] в зоні Передкарпаття. В цьому випадку один із видів мешкає в лісовому передгірському ландшафті, а інший – на відкритому рівнинному.

Тим не менш, в деяких випадках гідридна зона або зона парapatрії чітко не співпадає з якимись певними ландшафтно-географічними факторами. Така ситуація, наприклад, має місце у випадку гібридизації хатніх мишей *Mus musculus* – *Mus domesticus* [80] у Західній Європі. Подібна невизначеність склалася і в ситуації гібридизації зазначених вище легеневих молюсків. У такій протирічній ситуації, коли географічно-ландшафтні фактори на перший погляд невизначені, стабільність зон намагаються пояснювати еколого-кліматичними або генетичними факторами. Вважається, що парapatричні види характеризуються різними екологічними уподобаннями і адаптовані до різних фізичних умов існування, і тому міграція особин цих різних видів обмежена абіотичними умовами середовища і види контактують тільки на стиках ареалів, де умови існування більш-менш придатні для обох видів. Механізм генетичного фактора стабілізації гібридних зон полягає в тому, що особини-носії чужорідних генів мають знижену пристосованість, адже вони не мають коадаптованого комплексу генів, і, відповідно, елімінуються природним добором. Крім того не виключено, що клітини-попередники гамет, що містять чужорідні гени, просто не проходять мейоз.

І в даному випадку виникає питання, наскільки екологічні фактори можуть визначати структуру ареалу: *V. viviparus* у межах України. Проведене моделювання екологічної ніші географічних форм *V. viviparus*, що характеризуються фіксаціями альтернативних алелів в просторі 35

біокліматичних факторів, доводить, що ці види живуть в регіонах з різним ступенем екологічної придатності для їх існування. При цьому східна аловидова форма виглядає менш толерантною до дії екологічних факторів, ніж західна (рис. 3.6). Щодо придатності умов існування західної та східної форм слід зазначити, що остання живе в явно менш придатних умовах для існування виду *V. viviparus* у широкому його розумінні. Це впливає з розрахунків ймовірності знахідок особин виду в східних та західних областях України.

Таким чином отримані результати дають підстави вважати, що поряд з географічним фактором стабілізації (межа між західною та східною формами проходить по вододілам рік Дніпра і Сіверський Донець) суттєву роль може відігравати і екологічний фактор, зокрема, фактор песимальних умов на сході може обмежувати проникнення особин із Дніпра в басейн Сіверського Дінця.

В цій затоці були знайдені тільки небагаточисленні особини з величезними черепашками, що значно відрізняються за розмірами не тільки від особин цього виду із русла Дунаю (рис. 3.8), але й зібраних на всьому вивченому ареалі у межах України (рис. 3.9).

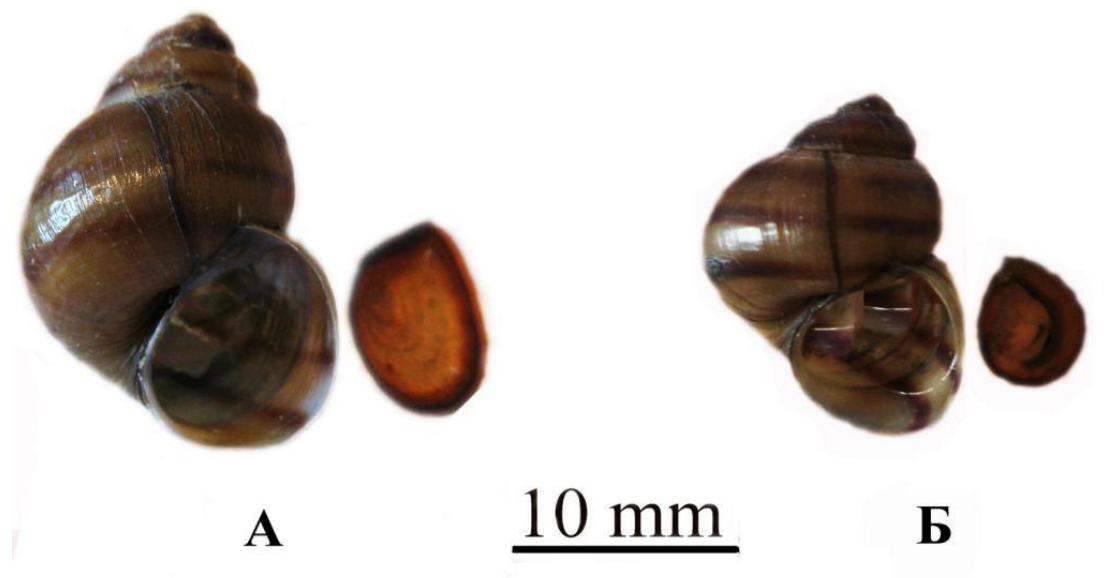


Рис. 3.8. Загальний вигляд особин *V. viviparus* (А) із урочища Базарчук і основного русла Дунаю (Б).

Ці молюски з величезними черепашками були попередньо визначені В. В. Аністратенко як представники виду *V. ater*. Тим не менш, генетичний аналіз, проведений по вказаній вище вибірці локусів, не підтвердив генетичної відмінності цієї форми від дрібної річкової, яка мешкає безпосередньо в Дунаї. Таким чином в рамках даного дослідження не були отримані результати, які б чітко доводили, що ці надзвичайно крупні особини є представниками іншого виду, а не екологічна форма, що мешкає розрідженими популяціями в неспецифічних для р. Дунай умовах. Саме тому в подальших дослідженнях ця вибірка розглядалася просто як популяція *V. viviparus*.

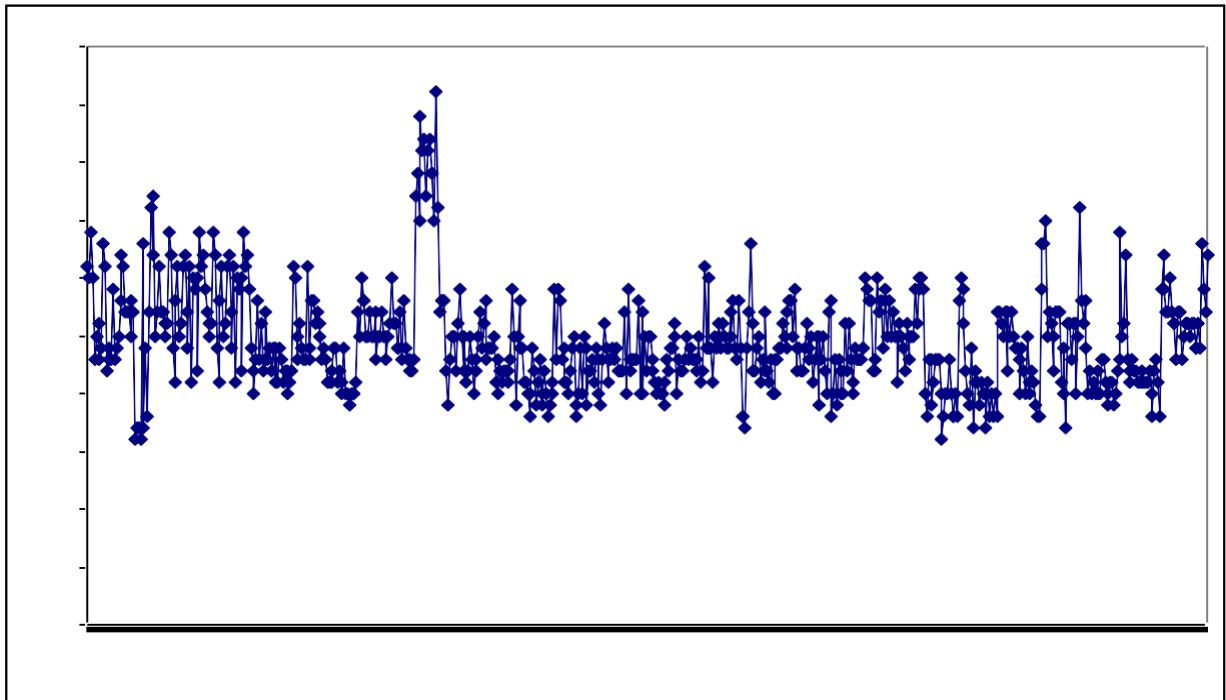


Рис. 3.9. Значення висоти черепашки (мм) за віссю ординат в загальній серії зібраних та виміряних молюсків *V. viviparus* у межах даного дослідження (№№ 194-295 – серія із Базарчука) за віссю абсцис.

РОЗДІЛ 4

ГЕОГРАФІЧНЕ ПОШИРЕННЯ І ЧИСЕЛЬНІСТЬ ВИДІВ

Проведення ревізії колекційних матеріалів двох великих зоологічних музеїв України (ННПМ, ДПМ), а також власні збори, які зберігаються в колекції кафедри зоології ЖДУ, а також колекції відділу еволюційно-генетичних основ систематики Інституту зоології дозволили реконструювати ареали двох видів у межах України (рис. 4.1).

Ареал виду в Україні *V. viviparus*, судячи з колекційних даних охоплює практично всі області та рівнинну частину України. Виключення складають тільки Чернівецька та Івано-Франківська і частково Тернопільська області. Причиною ймовірно є, з однієї сторони, відсутність популяцій в гірській місцевості Карпат у межах перших двох областей, а, з другої, просто не представленість особин даного виду в колекційних та власних зборах.

Ареал *V. contectus* в Україні значно вужчий, ніж *V. viviparus*. Масові збори, що зберігаються в музеях, стосуються тільки західних областей і північно-західних регіонів України. На Лівобережжі знахідки не чисельні і відносяться до річок Чернігівської і Сумської областей. На південь по Правобережжю від Черкаської області музейні знахідки по малих річках і притоках відсутні. Виключення – тільки Нижній Дунай, де цей вид відмічався згідно літературних даних [24, 29], однак ці знахідки в наш час не підтверджені. Також за одними даними цей вид зустрічається по всій течії Дніпра аж до пониззя [25], хоча за іншими даними *V. contectus* в Дніпровському лимані не зустрічається навіть у стародавні роки [29]. До того ж за даними інших дослідників [40], цей вид ніколи не спостерігався нижче Кременчуцького водосховища, що відповідає отриманим в цій роботі даним.

Якщо порівняти отримані результати з даними по поширенню цих видів в Україні [50], то можна зробити висновок, що вони співпадають тільки в принципі. Якщо мова йде про вид *V. viviparus*, який як видно із карти (рис. 4.1), поширений по всій Україні за виключенням Карпат і найбільш

спекотних регіонів (передкримських степів і степової зони Криму), то він найбільш багаточисельний, судячи по числу знахідок, в північних областях України (рис. 4.1). Що стосується *V. contectus*, то очевидно, цей вид має явно більш північніше поширення, ніж вказувалося раніше [50]. Зокрема, до цих пір чітко не підтверджена присутність цього виду в заплаві і руслі Сіверського Дінця. На основі наявних колекційних серій, а також власних зборів була побудована база даних знахідок з вказівкою географічних координат, що дозволило провести ГІС-моделювання ареалу двох видів у відповідності до абіотичних умов оптимальних для цих видів [84]. В результаті встановлена порівняльна толерантність цих двох видів і встановлені ключові біокліматичні фактори, що визначають їх поширення.

Як видно із порівняння карт вірогідного розподілу щільності обох видів (рис. 4.2-4.3), зона максимального опимума у обох видів розташована в північно-західній частині України. Це означає, що виходячи із особливостей біокліматичних факторів на цій території, можна з вірогідністю 100% припустити наявність тут аналізованого виду у підходящому для нього біотопі. При цьому у виду *V. viviparus* вона щонайменш в три рази ширша, ніж у *V. contectus*, і стосується не тільки північних, але й південних регіонів, зокрема частково району заплави Дніпра.

Слід зазначити, що між рівнем забрудненості водних ресурсів головних річок України [42] і поширенням видів моллюсків, отриманим при аналізі за біокліматичними факторами (рис. 4.2-4.3), існує досить тісна кореляція. Так, в регіоні Полісся, де відмічається найвища вірогідність знаходження двох видів, відмічаються найбільш високі показники якості води. Найгірші показники якості води в посушливому Степу і Степовому Криму, де в цих видів песимальні умови існування і за біокліматичними факторами. В зоні Лісостепу та степового Лівобережжя, показники якості води вищі, ніж на Правобережжі, там же і більш придатні умови існування моллюсків.

Аналіз конкретних біокліматичних факторів показує, що на перші 10 факторів, які визначають поширення виду, із 35 аналізованих у *V. viviparus*,

припадає 65,1% впливу. При цьому трьома головними факторами є: середньорічна температура, мінімальний тижневий рівень сонячної радіації і середньодобова амплітуда температури за кожен місяць. У *V. contectus* ситуація дещо інша. Загалом на перші десять факторів у цього виду припадає 73,4% впливу. Це означає, що поширення цього виду більше формується певними факторами, а не їх сукупністю. При цьому три найбільш впливових це: максимальний тижневий рівень сонячної радіації, середньорічна температура, мінімальний тижневий рівень сонячної радіації. Якщо брати перші 10 факторів, то тільки 7 із них у двох видів є спільними. Це означає, що немає повної ідентичності видів ані по набору факторів, ані по їх важливості, хоча певна відповідність все таки існує. При цьому, якщо згрупувати фактори в чотири основних групи (температура, сонячна радіація, опади і вологість), то виходить, що ключовим для цих видів є температура та сонячна радіація.

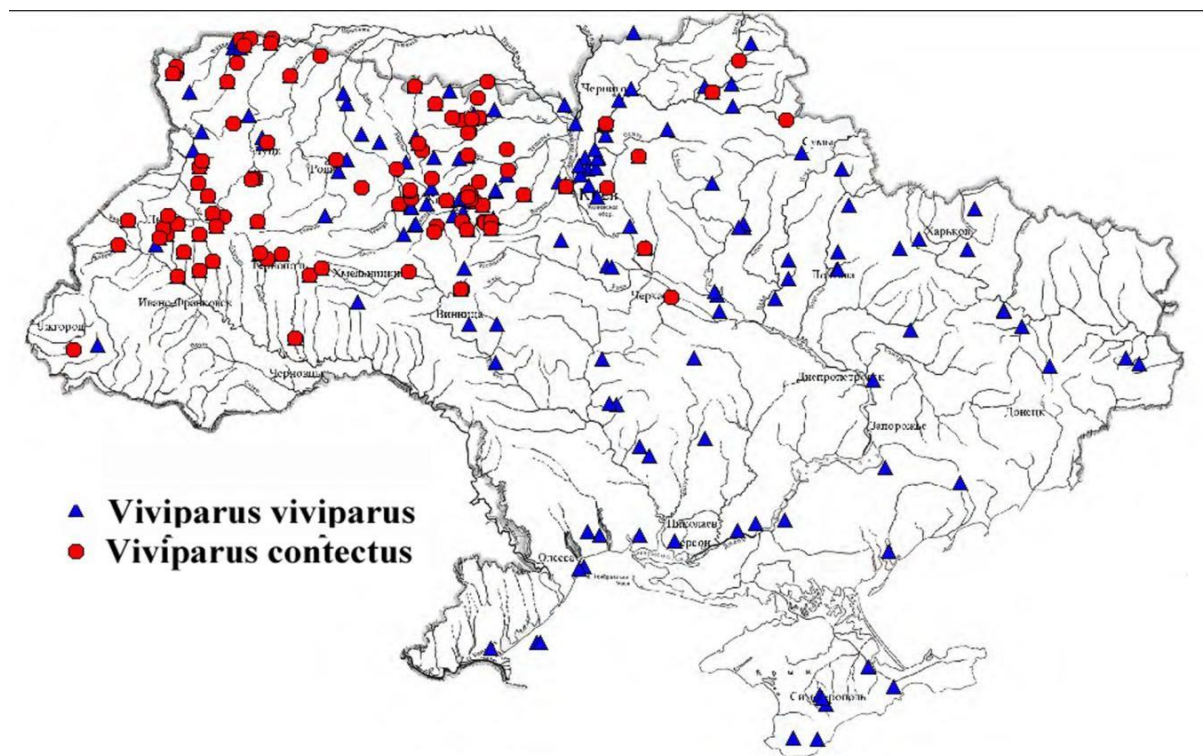


Рис. 4.1. Точки знаходження двох видів калюжниць у межах України (колекції зоомузеїв та власні збори).

Та обставина, що вид *V. viviparus* є більш толерантним і має більш

широку адаптивну зону, ніж *V. contectus*, чітко впливає із проведеного аналізу вибірок цих двох видів методом головних компонент. Площа розсіювання значень у *V. viviparus* в 4-5 раз більша, ніж у *V. contectus*. Безсумнівно це впливає і з розмірів ареалів, який у *V. viviparus* у межах України суттєво більший, ніж у *V. contectus*, причому охоплює різні природнокліматичні зони.

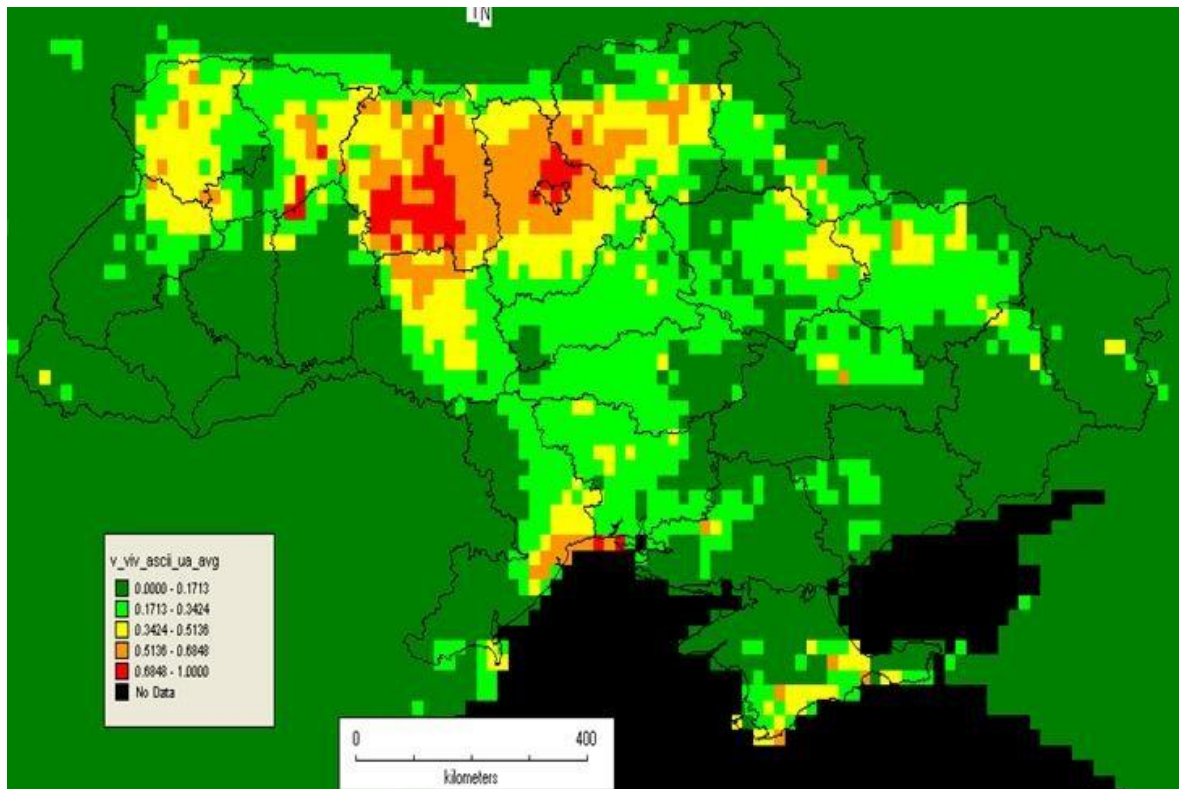


Рис. 4.2. Моделювання ймовірності знаходження особин *V. viviparus* на території України в підходящих біотопах, виходячи із біокліматичних факторів. Темно-зелене забарвлення – нульова ймовірність, червона – 100%.

Таблиця 4.1

**Біокліматичні фактори та їх вклад в формування ареалу
V. viviparus у межах України**

Біокліматичний фактор	Вклад у %
Середньорічна температура повітря	14,2
Мінімальний недільний рівень сонячної радіації	9,1

Середньодобова амплітуда температури за кожний місяць	8,6
Ізометричність	8,5
Рівень сонячної радіації в вологій чверті року.	7,1
Сезонна варіабельність рівня сонячної радіації	4,9
Річний індекс вологості	3,9
Середньорічний рівень сонячної радіації	3,3
Сезонна варіабельність рівня індексу вологості	3,2
Рівень сонячної радіації найхолоднішої чверті року	2,3

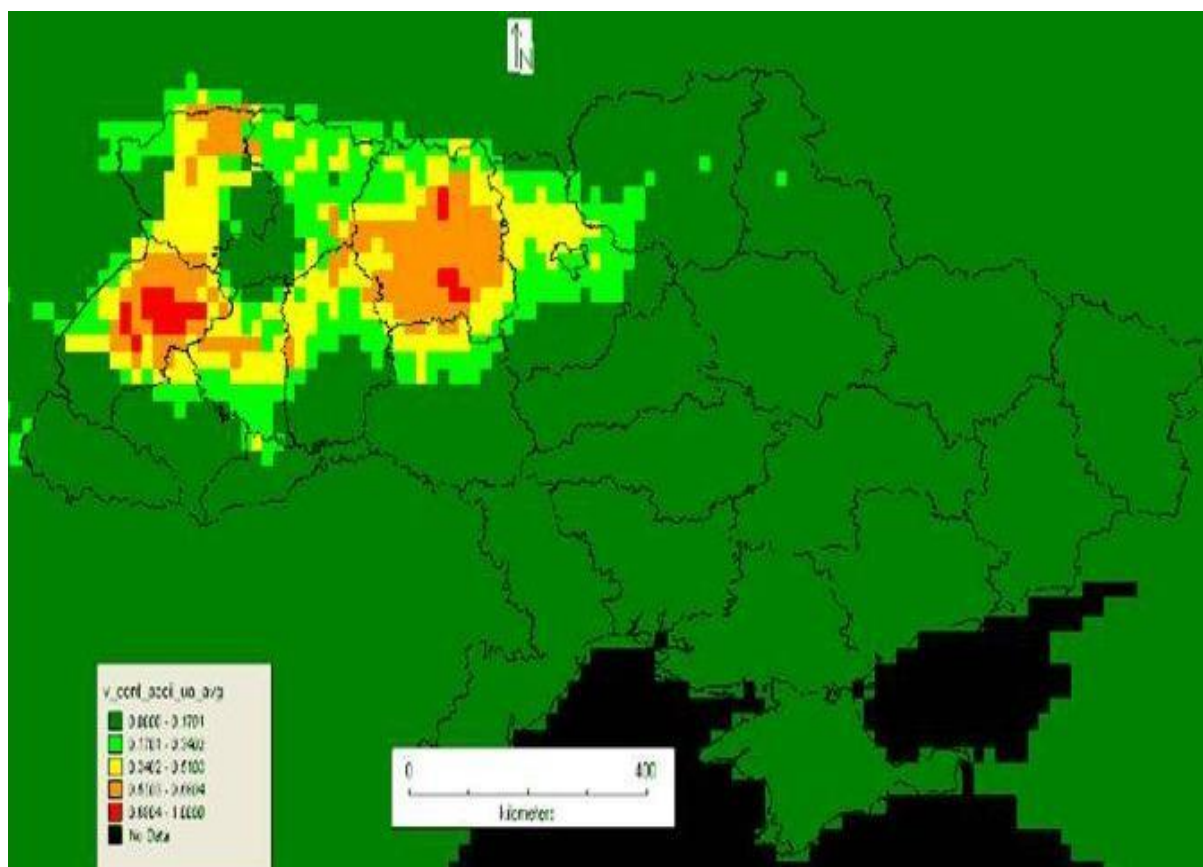


Рис. 4.3. Моделювання ймовірності знаходження особин *V. contectus* на території України в підходящих біотопах, виходячи із біокліматичних факторів. Темно-зелене забарвлення – нульова ймовірність, червона – 100%

Таблиця 4.2

Біокліматичні фактори та їх вклад в формування ареалу *V. contectus* у межах України

Біокліматичний фактор	Вклад у %
Максимальний недільний рівень сонячної радіації	18,9
Мінімальний недільний рівень сонячної радіації	11,1
Середньорічна температура	11
Річний індекс вологості	5,9
Середньорічний рівень сонячної радіації	5,8
Сезонна варіабельність рівня сонячної радіації	5,3
Середній індекс вологості в сухій чверті року	4,9
Рівень сонячної радіації найтеплішої чверті року	4,1
Середньо добова амплітуда температури за кожен місяць	3,8
Ізометричність	2,6

Тенденції зміни відносної чисельності і сучасна чисельність двох видів

Аналіз динаміки чисельності популяцій таксономічно та екологічно близьких видів становлять особливий інтерес. В подібній ситуації не досить очевидним є вплив тих чи інших екологічних факторів, а тому негативний стан ресурсів одного виду на фоні відносного благополуччя іншого складає наукову інтригу. В цьому зв'язку виключний інтерес може представляти порівняння *V. viviparus* і *V. contectus*. Що стосується чисельності, то, як вважається, ці два види в Західній Європі мають чітку тенденцію до зменшення розмірів популяцій.

Відносна масовість видів і їх добра представленість в колекціях зоологічних музеїв України кінця XIX ст. дозволяє реконструювати зміни відносної масовості видів за останні більш ніж 100 років, додавши ці відомості даними по сучасній чисельності.

Основою для ретроспективного аналізу слугували збори молюсків, які зберігаються в Національному науково-природничому музеї (ННПМ) НАНУ

(Київ) та Державному науково-природничому музеї (ДПМ) (м. Львів). В фондах ННПМ зберігаються збори періоду 1947-2003 рр., головним чином, які стосуються басейну Дніпра: *V. viviparus* 229 вибірок і 4119 екз. і *V. contectus* 16 вибірок і 61 екз. В фондах ДПМ об'єми зберігання менші, але вони цінні тим, що охоплюють більш ранній період, починаючи з 1875 року. При цьому на *V. contectus* приходить 41 вибірка 281 екз., а на *V. viviparus* 21 вибірка і 319 екз.

По періодам матеріал двох музеїв розподілений наступним чином: 1875/1900 рр. – 178 екз., 1930-ті роки – 130, 1950-ті – 43, 1960-ті – 411, 1970-ті – 418, 1980-ті – 3225, 1990 – 752, 2000-ні – 213.

Навіть при первинному статистичному аналізі розподілу двох видів в часі стає очевидним неоднозначність співвідношення між цими видами. В фондах ДПМ, які охоплюють ранні періоди дослідження фауни України (основний матеріал відноситься до проміжку між останньою чвертю XIX і першою половиною XX ст.), співвідношення *V. contectus* / *V. viviparus* зовсім інше, ніж в серіях фондів НППМУ, які охоплюють головним чином, період 1970-1990-х років. Так, в колекціях, ДПМ на одну особину *V. contectus* приходить 1,1 особин *V. viviparus*, а на одну вибірку першого виду тільки 0,5 вибірки другого. В ННПУ протилежна ситуація: на 1 одиницю зберігання *V. contectus* приходить 5,6 *V. viviparus*, а на рівні вибірок це співвідношення виглядає як 1 до 3,5.

Тенденція різкого падіння чисельності популяцій *V. contectus* чітко підтверджується графічно (рис. 4.5). Якщо в останній чверті XIX століття доля особин *V. contectus* в колекціях складала 82%, а в 1930-х роках вона ще і переважала над *V. viviparus* на рівні 60% від загального їх числа, то з початку 1950-х років – початку глобального гідробудівництва, її наявність у вибірках коливалась від 1 до 14%. Але деяке збільшення в 1990 роках ймовіріше за все, відображає бажання колекторів зібрати більше особин більш рідкісного виду, ніж об'єктивне підвищення його чисельності.

В отриманій тенденції зміни домінантного виду, однак, є слабкі місця

пов'язані з тим, що матеріали XIX і першої третини XX ст., які зберігаються в ДПМ, представляють Львівську, Тернопільську області та Волинь. Це дає підстави для припущення, що отримана тенденція може бути штучною, оскільки напевно відбиває регіональні особливості співвідношення особин двох видів. Тим не менш, в сучасних зборах по Західній Україні, які зберігаються в ДПМ, і які відносяться до першого десятиліття XXI ст., ситуація протилежна тій, що була 100 років тому. Так співвідношення між особинами *V. contectus* / *V. viviparus* виглядає як 1 до 2,8. Крім того, і дані, отримані при польових дослідженнях, які проводилися на протязі 10 років, включаючи і області заходу України, де більше збереглося природних річкових заплав, це співвідношення не так різко здвинуте в сторону *V. viviparus*, але в цілому і тут тенденція його чисельного переважання над *V. contectus* в наш час сумнівів не викликає.

Таким чином, проведені дослідження доводить, що екологічно близькі види молюсків, які в Європі мають тенденцію до скорочення чисельності популяцій, у межах України проявляють її в різній ступіні. Більш еврибійонтий толерантний вид *V. viviparus* скорочує чисельність в меншій мірі, ніж більш спеціалізований вид *V. contectus*. В результаті ще 80-150 років тому більш багаточисельний вид *V. contectus* настільки катастрофічно скоротив свою чисельність, що став різко поступатися *V. viviparus*.

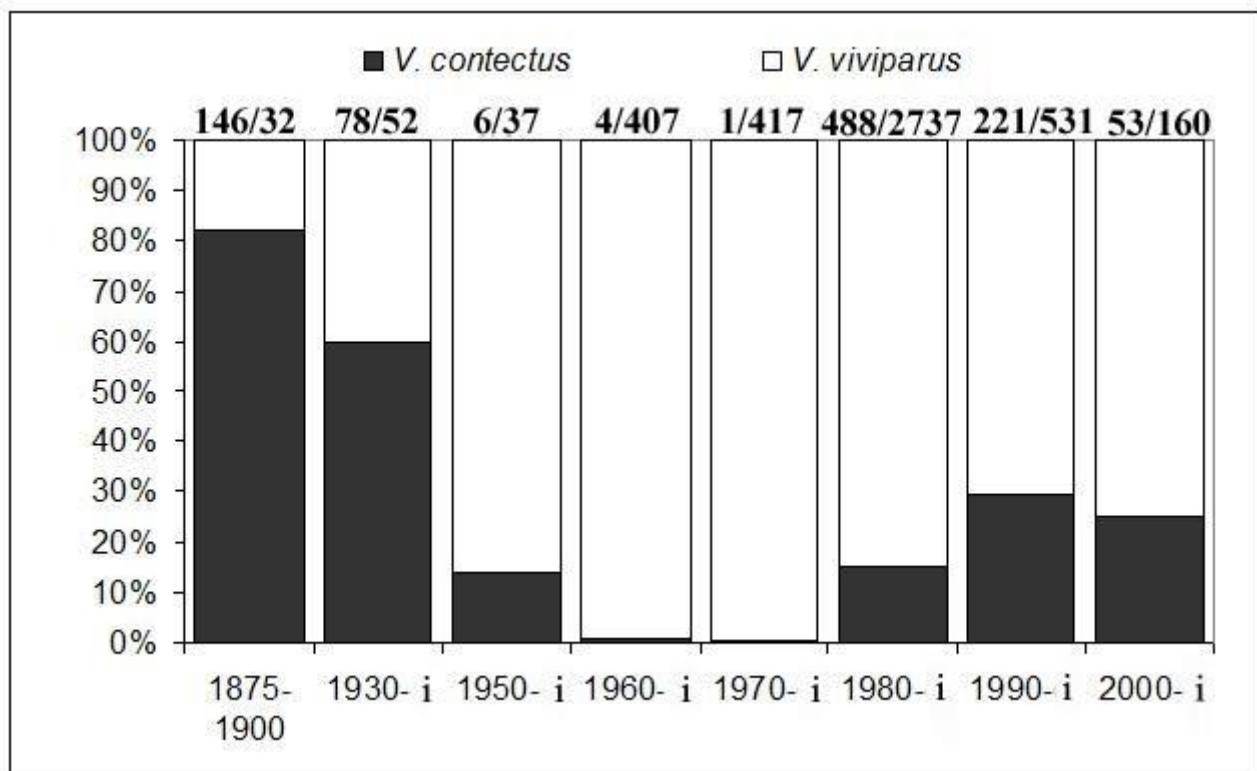


Рис. 4.5. Зміна співвідношення двох видів роду *Viviparus* в колекціях зоологічних музеїв ДПМ і ННПМ за відповідний період спостережень.

Отримані результати чіткого чисельного переважання виду *V. viviparus* над *V. contectus* в сучасних водних екосистемах України підтверджують як власні проведені збори в рамках даного дослідження, так і деякі літературні дані. Так за нашими спостереженням, які проводилися при зборі матеріалу, на одну особину *V. contectus* умовно приходить не менше 10 особин *V. viviparus*. Оскільки ці види мають різні біотопічні уподобання, то ця цифра досить умовна, і звичайно, не є відображенням співвідношення абсолютної чисельності цих видів в Україні. Більш того можна стверджувати, що реальне співвідношення між цими видами 1 особина *V. contectus* на 100 *V. viviparus*.

Дослідження [25], які були проведені в басейні Дніпра безумовно доводять велику чисельну перевагу *V. viviparus* над *V. contectus*. Перший вид поширений практично повсюди. На відміну від *V. contectus*, що приурочений тільки до ділянок зарослих вищою водяною рослинністю і без течії, *V. viviparus* мешкає практично повсюдно. Якщо *V. contectus* здебільшого представлений

поодинокими особинами, а максимальна щільність його поселень буває лише на рівні 20-30 екз/м², то *V. viviparus* завжди має компактне поселення зі щільністю від 40 до 130 екз. на м².

Підтвердження того, що *V. contectus* слід вважати в Україні зникаючим видом, можна знайти у фауністичних дослідженнях молюсків Західної України [13, 14]. Зокрема в цих регіональних фауністичних зведеннях вказано, що в теперішній час в ряді регіонів зустрічається лише *V. viviparus*, тоді як вид *V. contectus* представлений тільки в минулих зборах, які зберігаються в фондах музеїв. Причому, що характерно, в цих фондах відсутні особини *V. viviparus*. Факт досить цікавий, оскільки доводить не тільки те, що вид *V. contectus* в регіоні слід вважати зникаючим, але і те, що *V. viviparus* – вид, який тут нарощує свою присутність.

Альтернативний характер і особливості біотопічного розподілу видів

Екологічна альтернативність двох видів. Неоднозначність екологічних уподобань, аналізованих видів, знаходить відображення в практичній відсутності спільних поселень *V. viviparus* і *V. contectus* (рис. 4.6), що доводить їх альтернативний екологічний характер. Причому найбільш дефіцитними є ситуації рівного представництва двох видів. Так, при аналізі 353 серій роду *Viviparus*, які зберігаються в зоологічних музеях, спільні вибірки видів складали тільки 2,6%, причому в ситуаціях явного чисельного домінування одного виду над іншим. Загальні поселення зустрічались в заплавах водних системах деяких мало зарегульованих річок (Стир, Уж, Західний Буг, Случ). Такі водні системи зазвичай характеризуються більш високою екологічною ємністю, що обумовлено наявністю як річкових ділянок з течією, в якій мешкає *V. viviparus*, так і заплавах озер і стариць без течії, в яких зустрічаються поселення *V. contectus*. Тоді як в ізольованих невеликих штучних водоймах випадки спільного проживання взагалі не зафіксовані.

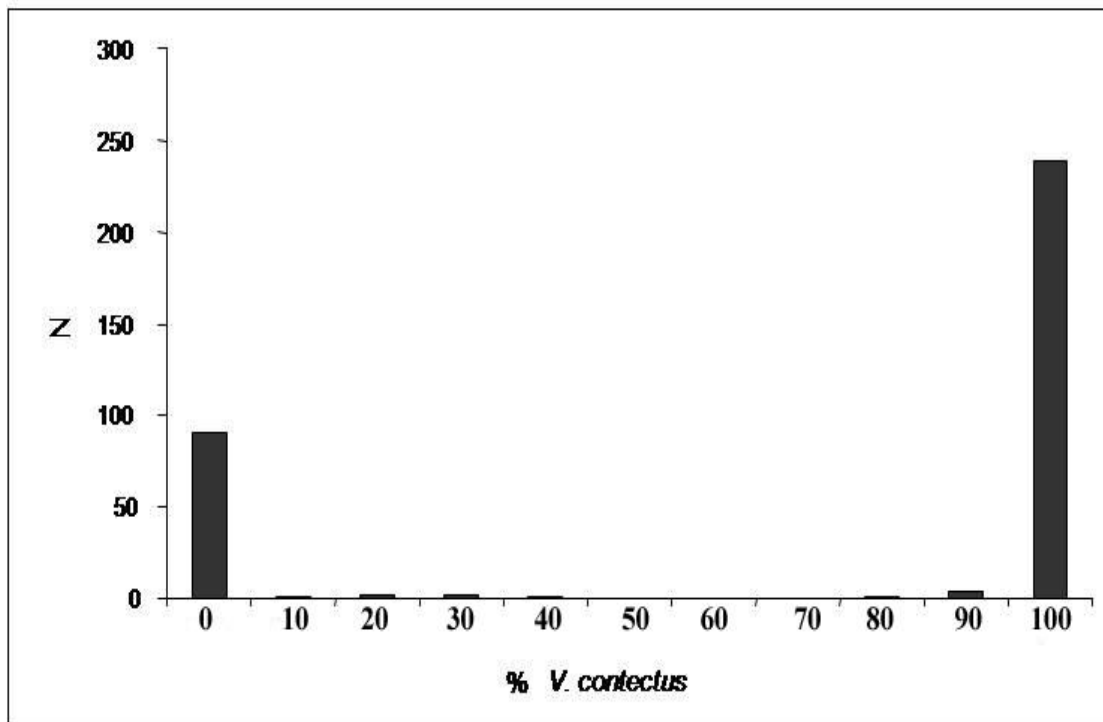


Рис. 4.6. Частка особин *V. contectus* в поселеннях молюсків роду *Viviparus* в водних системах України. За матеріалами музейних колекцій зоологічних музеїв ДПМ та ННПМ, які охоплюють період з 1975 по 2007 р.

Альтернативний характер поселень цих двох видів підтверджують і отримані результати польових малакологічних досліджень річок басейну Середнього Дніпра, що були проведені Т. М. Кузьміною і які були люб'язно надані нам і проаналізовані в рамках спільного дослідження [30]. Так, детальний аналіз, складу малакофауни річкових систем басейну Середнього Дніпра (табл. 4.3) показує, що не дивлячись на те, що представники роду *Viviparus* відносяться до числа досить чисельних молюсків і часто є домінантами або субдомінантами, тим не менш, вони чітко уникають спільних поселень. При цьому *V. contectus* приурочений до заплавних озер, *V. viviparus* – до річкового русла. Спільне проживання двох видів могло мати місце в одному із озер заплави р. Псел, в якому знайдені лише багаточисельні пусті черепашки *V. viviparus*, що свідчить про можливе спільне існування видів в недалекому минулому. Наявна альтернативність місць поселення цих двох видів підтверджується і тим, що для заплавних озер і річкового русла характерний свій особливий набір видів молюсків (табл. 4.3).

Таблиця 4.3

**Середня щільність поселень молюсків (ос./м²) в річкових системах
басейну середнього Дніпра**

Вид	р. Псел (русло)	р. Псел (заплава)	р. Сейм	р. Деснянка
<i>Viviparus viviparus</i>	41		11,3	385
<i>V. contectus</i>		45,2		
<i>Lymnaea stagnalis</i>		17,7		8,3
<i>Lymnaea</i> spp		1,3		7
<i>Planorbarius corneus</i>		3,9		2,7
<i>Planorbis</i> sp.		0,9		1,5
<i>Theodoxus fluviatilis</i>	26		12,2	6
<i>Lithoglyphus naticoides</i>	206		238,1	13
<i>Bithynia tentaculata</i>	3,7		0,8	40,7
<i>Cincinna ambigua</i>			1,2	
<i>Unio pictorum</i>	12,3		2,9	8
<i>Unio tumidus</i>	6,8		3,1	31,5
<i>Unio crassus</i>	1,7		1,2	
<i>Anodonta</i> spp.	2			4
<i>Dreissena polymorpha</i>			3	
<i>Musculium lacustre</i>		3,3		3,5
<i>Sphaerium</i> spp.	19,3	0	3,3	8
<i>Pisidium</i> spp.	29	0	12,2	
<i>Physa fontinalis</i>				8
<i>Valvata</i> spp.				5
<i>Anisius</i> spp				4
<i>Acroloxus lacustes</i>				11,3
Число стаціонарів	19	9	7	4

Таким чином, проведене малакологічне дослідження чітко доводить альтернативність поселень цих видів. Причому це не пов'язано з конкурентним відношенням, а визначається різними екологічними уподобаннями. Популяції *V. contectus* прив'язані до озер, річкових заплав, екосистеми яких постраждали в найбільшій мірі, тоді як *V. viviparus* мешкає в річках різного ступеню зарегульованості, що робить його поселення більш стійкими. З цього слід зробити висновок, що виражена альтернативність екологічних уподобань двох видів у випадку різкого порушення екосистем, пов'язаних з триваючим зникненням річкових заплав, неминуче буде призводити до скачкоподібних заміщень одного виду на інший. В даному випадку стенобіонтний *V. contectus* буде заміщуватися більш еврибіонтним *V. viviparus*.

РОЗДІЛ 5

СПІВВІДНОШЕННЯ СТАТЕЙ ТА ПЛОДЮЧІСТЬ

5.1. Співвідношення статей

На сучасному етапі популяційних досліджень європейських молюсків роду *Viviparus* зазвичай вважається, що співвідношення статей в їх популяціях близьке 1:1 [5], хоча це становище слід приймати з певними застереженнями. Згідно з даними В. І. Жадіна [18], який провів подібне дослідження на *V. viviparus* в 1920-х роках на Волзі, в різних популяціях співвідношення статей варіювало від незначного переважання самців до суттєвого чисельного домінування самок. Якщо ж узагальнити та проаналізувати його матеріали, виходить, що на 723 досліджених в плані статевого диморфізму особин приходить 349 самок, тобто їх частка становить – 48%. Спеціальні статистичні розрахунки показують, що співвідношення статей в цьому випадку не відхиляються від співвідношення 1:1. Дослідження в Дніпровському каскаді, проведені в кінці 1980-х роках [25], дали підстави автору вважати, що співвідношення статей в популяціях цих молюсків рівне, хоча і в ранньовесняний період звичайними є вибірки *V. viviparus*, в яких відсутні самці. Детальне порівняльне дослідження співвідношення статей у двох видів, проведене в Польщі в басейні Західного Бугу [75], дає підстави для наступних висновків. Співвідношення статей залежить від сезону і в літній період у виду *V. viviparus* воно особливо чітко зрушено у бік переважання самок. В цілому виходить, що для *V. viviparus* частка самок становить 64%, що з урахуванням значного об'єму вибірок є вірогідним відхиленням від рівного співвідношення, а у *V. contectus* на самок припадає 49,5%, що свідчить про рівне співвідношення особин різної статі в польських популяціях цього виду.

В результаті проведеного дослідження в водоймах України були отримані дані про співвідношення статей в 43 вибірках *V. viviparus*, що були взяті в різний час із різних річних басейнів України. При цьому частка самців в цих вибірках, деякі з яких представляли популяцію в часі, варіювала в досить широких межах

від 0 до 75%.

При цьому середньовибіркова частота самців становила $24,7 \pm 2,7\%$, а отримана у загальній вибірці, яка складалася з 1257 особин, виявилася $24,9 \pm 1,2\%$, тобто було отримано практично теж саме значення.

Слід підкреслити, що в ряді випадків в пізньовесняний період частка самців в популяції значно нижча, ніж в осінній період. Так в популяції із р. Уж із околиць м. Коростеня частка самців становила 18%, а в вересні вона вже опинилася на рівні 32%. В р. Случ біля м. Баранівка протягом одного сезону відбулися ще більш радикальні зміни. Якщо в травні в вибірці, що складала 51 особину, самці взагалі не були виявлені, то в вересні і жовтні вони складали 20 і 22 % відповідно. Виходячи з цього, необхідно підкреслити, що більшість досліджених вибірок цього виду бралися в літній період, а тому факт сезонності не міг суттєво відобразитися на отриманій оцінці співвідношення статей. При цьому популяцій з нульовим показником у цього виду було небагато – $7,1 \pm 3,9\%$.

Отриманий результат, який доводить різке зміщення співвідношення статей в сторону самок в водних екосистемах України, викликає неабиякий інтерес, оскільки може бути певним сигналом їх неблагополуччя. Справа в тім, що в роботах. Жадіна [18] і Левіної [25], які були проведені 90 і 30 років тому вказується, що співвідношення статей в популяціях цього виду близьке до рівного. В роботі ж польської дослідниці Б. Якубик [75], яке було проведено на початку другого десятиліття ХХІ ст. в акваторіях Польщі, частка самок становила вже 64%, тобто вже на 1 самця приходилося 3 самки, а не 1 до 4 як в Україні.

Аналогічний аналіз по виду *V. contectus* був проведений на 36 вибірках. В цьому випадку розмах мінливості частки самців в популяції був не таким значним від 0 до 28,6% (рис.5.2). Слід підкреслити, що вибірки цього виду були не такими численними як попереднього і тому для дослідження були взяті вибірки з числом особин не менше 10. При цьому частка вибірок з нульовими значеннями, так само як і у випадку з *V. viviparus*, була невисока $12,5 \pm 6,0$ і статистично не відрізнялася від того самого показника, що й у попереднього виду. Тим не менш, середньовибіркова частота самців в популяціях *V. contectus* суттєво та вірогідно

менша $12,8 \pm 1,36$ ($t = 3,97$, $n = 78$, $p < 0,001$). До аналогічного результату приводить і аналіз за частотою знаходження самців в загальній вибірці із 1328 особин. В цьому випадку частота самців становить $13,5 \pm 0,9$ і відмінності виглядають статистично ще більш переконливими ($t = 7,6$, $p < 0,001$). Таким чином виходить, що співвідношення самців і самок у цього виду в два рази менша і становить в середньому приблизно 1♂ до 8♀.

Слід підкреслити, що співвідношення статей протягом сезону у межах однієї популяції *V. contectus* нестабільне. Вірогідні відмінності між вибірками у межах водойми протягом сезону все ж таки спостерігаються (при досліджених об'ємах вибірок відмінності в частотах між вибірками повинні бути порядку порядку 20%). При цьому на перший погляд чіткої та ясної тенденції динаміки цього показника не існує (рис.5.3). В одних випадках відбувається нарощування частки самців протягом сезону (р. Случ), в інших (с. Рея) в літній період відбувається зниження частки самців, а в деяких вибірках (м. Коростень, с. Висока Піч) відмінності впродовж сезону взагалі відсутні. При цьому слід підкреслити, що співвідношення статей досить стабільні для кожної популяції. В цій ситуації можна чітко розділити популяції на дві групи: із співвідношенням статей вище середнього і нижче середнього (табл.5.1).

Таблиця 5.1

Статистичні параметри мінливості частки самців (%) в чотирьох досліджених водоймах протягом сезону

Популяція	N	M	Min	Max	SE
р. Случ, м. Баранівка	6	9,6	0	25,0	3,40
Ставок, с. Висока Піч	6	8,3	5,1	10,0	0,8
м. Коростень, р. Уж	6	17,1	14,6	21,4	1,08
Ставок, с. Рея,	8	20,1	13,1	33,0	2,45

N – число вибірок, M – середньовибіркове значення, Min – мінімум, Max – максимум, SE – стандартна похибка середньої

З метою підтвердження того, що співвідношення статей у калюжниць є

показником специфічним для популяції, було проведене спеціальне моніторингове дослідження динаміки цього показника в популяції *V. contectus* із невеличкого ставка, який розташований в околицях с. Висока Піч. Матеріал збирався протягом 4 років (2011-2014 рр.) помісячно в теплу пору року з квітня (в більшості випадків з травня) по жовтень. При цьому вибірки нараховували не менше 30 особин (зазвичай 50). Як добре помітно із представленого графіка (рис. 5.4), між окремими вибірками навіть протягом одного сезону відсутні будь-які вірогідні відмінності за частотою виявлення самців. Також відсутні відмінності і по узагальнюючим вибіркам за роками (рис.5.5), тоді як за сезонами наявні певні відмінності. Якщо узагальнити всі дані за чотири роки (рис. 5.6), то виходить, що в літній період відсоток самців дещо знижується, що, імовірно за все, пов'язано не з їх диференціальною смертністю або народжувальністю, а з деякими сезонними етологічними особливостями, наприклад, відходом в більш глибокі місця проживання. Подібний результат отриманий і на польських популяціях *V. viviparus* [75].

Таким чином проведений аналіз чітко вказує на певну популяційну специфіку такого показника як співвідношення статей. Це підтверджують чотирьохрічні моніторингові дослідження, результатом яких може стати висновок про те, що протягом сезону у межах однієї популяції зміна співвідношення статей набагато більша, ніж між роками. Очевидно низька частка самців, характерна для сучасних популяцій калюжниць, є відображенням негативних змін в умовах навколишнього середовища, серед яких: абіотичні фактори (перш за все хімізм води), паразити та генетичні фактори – інбридинг, що викликаний зниженням ефективного розміру популяцій. У зв'язку з вказаними вище обставинами можна зробити висновок, що така надзвичайно низька представленість самців в популяціях, особливо *V. contectus*, вказує на досить неблагополучні умови для цих видів.

5.2. Плодючість.

Наявні на сьогодні відомості по плодючості калюжниць досить

фрагментарні і небагаточисельні. Можна вказати тільки три роботи, в яких наводяться репрезентативні і коректні кількісні дані. Це фундаментальна праця В.І. Жадіна [18] по *V. viviparus* з басейну Волги, стаття А. С. Мірошніченко [35] по басейну Середнього Дніпра (мова йде про с. Бучаки Канівського району Черкаської області) і дослідження Б. Якубик по Західному Бугу [75]. Причому, перші дві роботи стосуються тільки *V. viviparus*. Після ретельного аналізу опублікованих матеріалів можна, зробити висновок, що порівняльний аналіз плодючості у молюсків являється складною процедурою. Справа в тім, що індивідуальна плодючість молюсків залежить від місця розташування популяції, віку (розмірів) особин та сезону збору матеріалу. При цьому у річкових популяціях *V. viviparus* вона значно вища, ніж у озерних. Це свідчить про те, що умови існування в річках для цього виду більш благополучні.

Щоб уникнути впливу сезонності на оцінку відтворювальної продуктивності різних видів порівняльний аналіз плодючості двох видів проводився в осінній період у вересні-жовтні, оскільки, як показує аналіз зібраного матеріалу (табл. 5.2-5.3), цей показник дійсно змінюється за сезонами. Однак, все ж таки треба зазначити, що набагато в більшій мірі за цим показником відрізняються популяції. При цьому, наприклад, у *V. viviparus*, значення плодючості було найвищим в річці Десна.

Середньопопуляційне значення індивідуальної плодючості (число яєць на особину) у *V. viviparus*, отримане на 13 вибірках із 10 популяцій зібраних у вересні-жовтні, становило $10,26 \pm 1,8$, що навіть трохи більше, ніж у особин *V. viviparus* із Польщі, також зібраних в осінній період [75]. Розподіл досліджених особин за числом яєць представлено на рис. 5.6, а його статистичні параметри наведені в табл. 5.4. Середньопопуляційне значення для *V. contectus*, підраховані для осінніх вибірок (всього 6 вибірок із 4 популяцій) було $5,19 \pm 1,06$ а це означає, що по цьому показнику плодючість у *V. contectus* статистично достовірно нижче, ніж у попереднього виду ($t = 2,40$; $p < 0,05$). Розподіл окремих особин *V. contectus* за числом яєць представлено на рис. 5.7, статистичні параметри цього розподілу подані в табл. 5.4.

Слід підкреслити, що розподіл яєць у самок обох видів близький до розподілу рідкісних подій і чітко відповідає формулі Пуассона, що впливає з близькості значень середньої та довірчого інтервалу (табл. 5.4). Тим не менш, навіть в ситуації такого розподілу відмінності в середніх значеннях між видами статистично вірогідні на самому високому рівні ($t=7,45$; $p < ,001$). При цьому слід також звернути увагу на ту обставину, що у *V. viviparus*, не дивлячись на явно більший розмах мінливості, порція яєць є все ж таки більш стабільною, ніж у *V. contectus*, що впливає з вірогідно меншого значення коефіцієнту варіації у *V. viviparus* у порівнянні з *V. contectus* ($t=2,66$; $p < 0,01$).

Таблиця 5.2

Популяційні характеристики *V. viviparus*

Місце збору	Місяць	ВЧ	КЯ	Частка ♂
р. Уж, м. Коростень	травень	2,79	2,39	0,18
	вересень	4,45	6,10	0,32
р. Случ м. Баранівка	травень	2,60	2,92	0,00
	серпень	3,26	15,46	0,20
	вересень	3,10	15,36	0,22
р. Гуйва, с. Пряжево	вересень	2,99	9,10	0,18
	жовтень	3,11	10,00	0,27
р. Остер, м. Ніжин	вересень	3,56	14,36	0,23
Матвіївська затока, м. Київ	вересень	2,79	5,83	0,29
озеро Бабине, м. Київ	вересень	4,18	14,89	0,22
Труханів острів, м. Київ	жовтень	2,40	3,55	0,04
р. Десна, м.	жовтень	3,37	24,76	0,39
р. Снітка, с. Снітинка	жовтень	1,99	8,64	0,56

Примітка: ВЧ – середня висота черепашки, КЯ – число яєць

Характер розподілу яєць, відмінний від нормального, потребує більш суворих статистичних співставлень показника плодючості різних видів, ніж

просто використання t-критерія при порівнянні середніх значень. З цією метою проведене покрокове співставлення зустрічальності груп з різними рівнями плодючості. В результаті проведеного аналізу (табл. 5.5) вдалося встановити наступне. В розподілах двох видів відсутні відмінності у представленості класів з нульовими значеннями плодючості, а також середньо-високого рівня плодючості (тобто інтервал 10-20 яєць на особину). Тоді як в вищій ступені вірогідно у *V. contectus* частіше зустрічаються особини класів з мінімальною (0- 2 яєць на особину) і невисокою (до 10 яєць) плодючістю, і тому рідше зустрічаються з дуже високою (більше 20 яєць) плодючістю.

Таблиця 5.3

Динаміка популяційних параметрів *V. contectus*

Популяція	Параметр	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
р. Случ, м. Баранівка	ВЧ		2,6	3,04	3,06	3,02	3,25	3,16	
	ЧЕ		3	9,8	10	11,18	17,14	8,61	
	%		0	9,4	8,2	5,6	9,4	25	
	N		51	53	49	36	32	28	
Ставок, с. Висока Піч	ВЧ		2,27	2,53	2,54	2,99	2,78	3,14	
	ЧЕ		1,4	1	0,45	0,9	1,62	1,21	
	%		9,8	10	8,6	6,8	5,1	9,6	
	N		41	50	58	74	39	52	
м. Коростень, р. Уж	ВЧ			3,25	3,19	3,32	3,2	4,04	4,15
	ЧЕ			2,16	4,04	6,16	5,73	6,23	3,23
	%			16,7	21,4	15,6	14,6	19	15
	N			48	56	45	48	21	20

Закінчення таблиці 5.2.

Ставок, с. Рея,	ВЧ	3,67	4,08	4,66	3,98	4,16	3,65	4,12	4,48
	ЧЕ	10,8	8,71	14,64	15,08	22,86	16	5,72	6,19
	%	13,1	26,1	18,4	13,6	16,6	16,3	23,7	33
	N	38	46	38	44	36	49	38	24

Позначення ті ж самі, що й в табл. 5.2

До цього одразу ж слід додати і ту обставину, що максимальне значення плодючості у *V. contectus* були на рівні 25-26 яєць на особину, а у *V. viviparus* порядку 55.

Оскільки важливим фактором, що впливає на плодючість, є розміри черепашки, то слід наголосити наступні обставини. По-перше, при зборі матеріалу акцент був зроблений на дорослих особин з 5-6 завитками черепашки. По-друге, розрахунки показують, що відносна продуктивність, що була оцінена на число яєць на 1 см висоти черепашки, суттєво вища у *V. viviparus*, ніж у *V. contectus* (табл. 5.6), таку ж саму тенденцію показує і співставлення ліній регресій (рис. 5.9). З цих даних випливає не тільки та обставина, що за умови рівної висоти черепашки самки *V. viviparus* більш плодючі, ніж особин *V. contectus*, але і те, що у більших по розмірам особин останнього виду число ембріонів значно менша, ніж у середніх за розмірами особин *V. viviparus*.

Важливим в розумінні значущості даної роботи є отримання відповіді на питання: чи відрізняється сучасна плодючість молюсків двох видів від тієї, що спостерігалась в попередній час? В цьому сенсі дуже конструктивною є робота В.І. Жадіна [18], в якій для чотирьох популяцій *V. viviparus* з басейну Волги наводяться первинні дані за числом зародків різного ступеня зрілості. Причому вибірки були зібрані в серпні. Не дивлячись на те, що різні популяції відрізняються в середньому за числом ембріонів (від 6 до 26) в цілому отримане середнє значення індивідуальної плодючості ($15,36 \pm 2,08$) вірогідно вище, ніж у самок з сучасних українських популяцій. При цьому максимальне число ембріонів

досягало 85 чого зараз взагалі немає – максимум 52. При цьому досить цікавою є та обставина, що частка самок без ембріонів тоді була відносно незначна порядку 11% ($n = 71$), тоді як в сучасних українських популяціях вона досягає 28%.

Порівняння згідно з даними А.С. Мірошніченко [35], які стосуються популяцій *V. viviparus* Середнього Дніпра, в цілому показує, що число «зародків» на особину тоді було в середньому вище ніж зараз. Хоча в даному випадку безпосереднє співставлення є ускладненим, що викликане особливостями представлення даних автором цієї роботи. Так, по заплавлених озерах було вказано порядку 11 ембріонів на особину, а в Дніпрі – 44 ембріона. Причому найбільші за розмірами особини в серпні мали число ембріонів на рівні 55-60.

Що стосується даних польської дослідниці [75], то отримані нею результати говорять про приблизно рівний з українськими популяціями рівень плодючості. За весь період досліджень у *V. viviparus* у неї виходить за середніми даними 12 особин на самку, а в осінній період 7,2. Тоді як у *V. contectus* в середньому за весь сезон в Польщі виходить $9,8 \pm 2,0$ особин, що вище ніж в українських популяціях. Таким чином можна зробити висновок, що певна тенденція зменшення плодючості за останні десятиліття може вважатися доведеною лише для *V. viviparus*, по цьому виду є надійний порівняльний матеріал.

Оскільки була встановлена тенденція зниження частки самців у популяції одного виду і падіння індивідуальної плодючості як при порівняннях різних видів, так і за певний період часу, то виникає питання: на скільки ця тенденція має місце на внутрішньовидовому рівні? Тобто чи дійсно в популяціях, де відбувається зниження частки самців аналогічно падає плодючість.

Проведений кореляційний аналіз наявних матеріалів за двома видами (табл. 5.2-5.3) показав, що у *V. viviparus* відсутні вірогідні значення коефіцієнта кореляції між середніми розмірами особин в вибірці і частки в ній самців, а також між цими двома показниками і середньою плодючістю самок, хоча певна тенденція до позитивної залежності числа ембріонів і частки самців в популяції все ж мали місце ($r = 0,39$; $p > 0,05$). Тоді як у *V. contectus* чітко проявились дві вірогідні кореляції: позитивний зв'язок між середніми розмірами і часткою самців ($r = 0,52$;

$n = 26$; $p < 0,01$), а також позитивна кореляція між середніми розмірами і середньою плодючістю ($r = 0,69$; $n = 26$; $p < 0,001$) (рис. 5.10), тоді як між часткою самців і плодючістю кореляція була відсутня навіть у вигляді будь якої відчутної тенденції ($r = 0,12$; $n = 26$; $p > 0,05$). Це ще раз доводить, що в оптимальних умовах, коли темпи росту у молюсків максимальні, в популяції більше утворюється самців і стає вищою плодючість самок. Тоді як безпосередньо частка самців не впливає на плодючість, хоча, звичайно, для встановлення цих тенденцій потрібні будуть більш об'ємні матеріали.

Таблиця 5.4

Статистичні параметри розподілу особин різних видів по числу яєць

Вид	N	M	Min	Max	Var	SD	CV	SE
<i>V. contectus</i>	119	4,17	0	25	33,9	5,82	139,7	0,53
<i>V. viviparus</i>	241	11,53	0	51	167	12,9	112,1	0,83

Примітка. N – число досліджених особин, M – середнє значення, Min – мінімум, Max – максимум, Var – дисперсія, SD – стандартне відхилення, CV – коефіцієнт варіації, SE – стандартна похибка середньої

Таблиця 5.5

Порівняння частоти зустрічальності (%) особин видів калюжниць в різних діапазонах значень плодючості

Діапазон значень	<i>V. contectus</i>		<i>V. viviparus</i>		T	P
	Q	m	Q	m		
0	33,6	4,46	26,7	26,7	1,30	
0-2	61,9	4,57	36,3	36,3	4,64	0,001
0-10	84,1	3,45	56,7	56,7	5,83	0,001
10-20	14,1	3,26	16,2	16,2	0,52	
20-51	1,7	1,22	18,8	18,8	6,11	0,001

Примітка. Q – частота, m – стандартна похибка частот

Таблиця 5.6

Статистичні параметри розподілу особин різних видів по відносному числу яєць (число яєць на 1 см висоти черепашки)

Вид	N	M	Min	Max	Var	SD	SE
<i>V. viviparus</i>	243	3,69	0	13,8	12,3	3,5	0,22
<i>V. contectus</i>	131	1,03	0	5,7	1,6	1,3	0,11

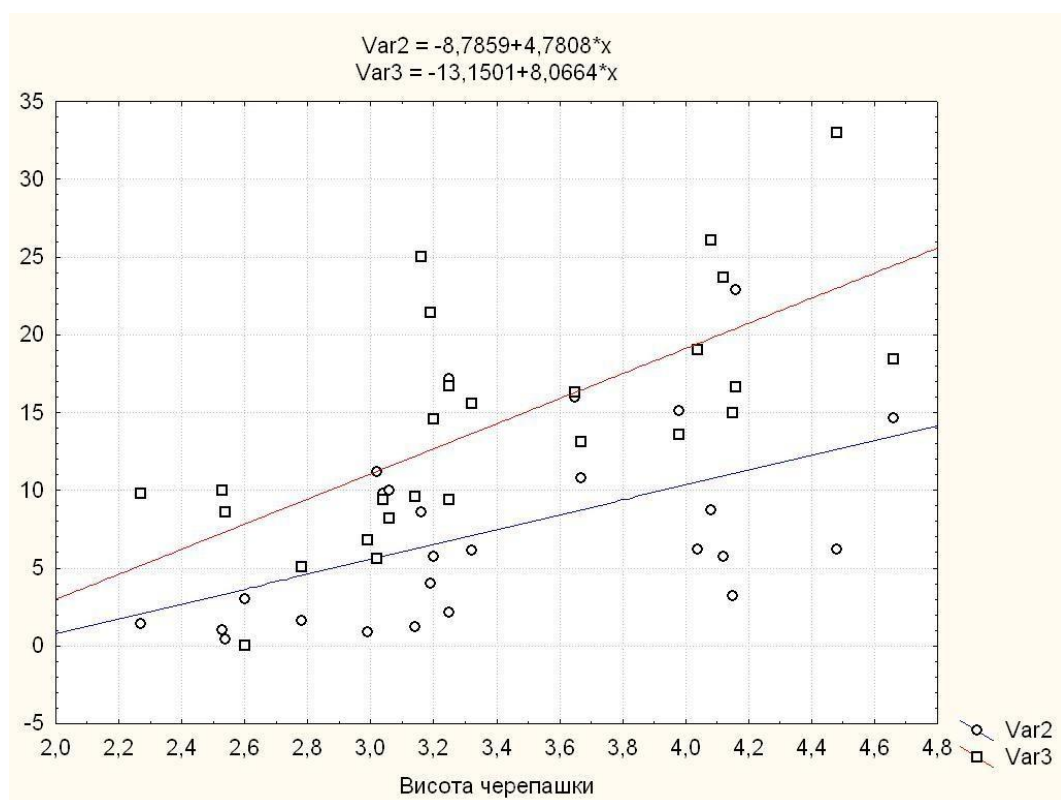


Рис. 5.9. Лінії регресії, які відображають зміну індивідуальної плодючості (по осі ординат) в залежності від рангу висоти черепашки (вісь абсцис).

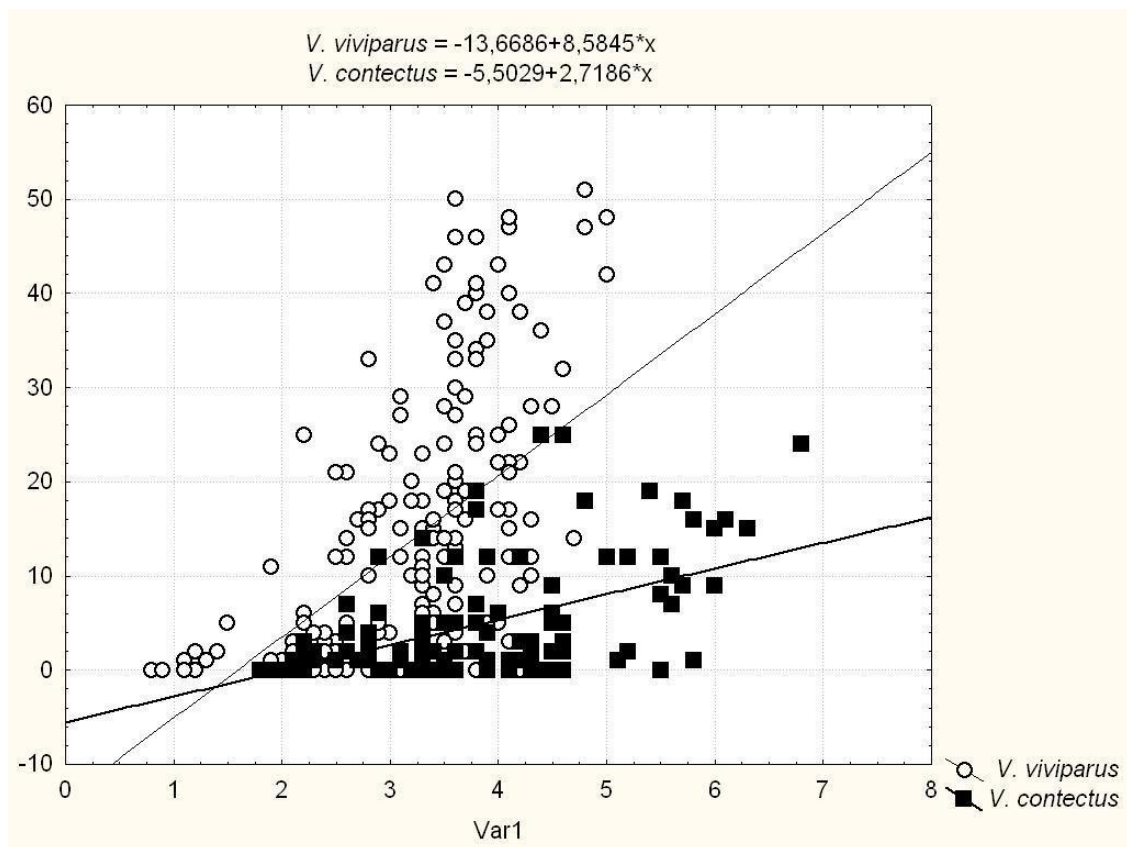


Рис. 5.10. Лінії регресії, які відображають зміну частки самців (var. 2) і середньої плодючості (var. 3) в вибірці (за віссю ординат) в залежності від середньої висоти черепашки

Підводячи підсумок даного дослідження можна зробити наступні основні підсумки.

1. Співвідношення статей в сучасних популяціях калюжниць суттєво відрізняється від стандартного співвідношення 1:1, що спостерігалось в минулому. Причому в популяціях *V. contactus* співвідношення самок та самців складає 1:8, а у *V. viviparus* 1:4.

2. Індивідуальна плодючість в популяціях *V. viviparus* суттєво вища, ніж в популяціях *V. contactus*.

3. За останні десятиліття в водоймах України відбулися зміни популяційної структури калюжниць, які пов'язані із зменшенням частки самців в популяції і падінням плодючості, що, очевидно, пов'язане з погіршенням умов існування для цих видів, причому в першу чергу постраждав адаптивний потенціал виду *V. contactus*.

РОЗДІЛ 6

КАРІОТИПОВА МІНЛИВІСТЬ

6.1.Опис каріотипів

Мейоз

Хромосомні препарати в період діакінезу профазы-1 мейозу проаналізовані як у самок, так і самців обох видів. При цьому 25 вдалих хромосомних препаратів були отримані у 20 особин *V. contectus*, 32 препарати від 30 особин *V. viviparus*. Як і слід було очікувати, у самок і самців *V. viviparus* спостерігалось 9 пар хромосом, що кон'югують (рис. 7.1), що свідчить про нормальне проходження кон'югації і функціонально про строгу диплоїдну природу геному.

Що стосується другого виду *V. contectus*, то у нього виявлено 7 пар бівалентів (рис. 7.1), що також підтверджує нормальний хід мейозу і у цього виду. Деякі відмінності у формі бівалентів *V. viviparus* і *V. contectus* пов'язані з меншою конденсацією хромосом в останнього, що очевидно обумовлено якимись цито-фізіологічними механізмами.

Таким чином, цитогенетичний аналіз підтверджує, що у особин обох видів нормально відбувається мейотичний процес. Факт утворення бівалентів при тому, що число хромосом в обох видів не кратне чотирьом доводить, що якщо і поліплоїдизація геному у цих видів молюсків і мала місце, то ці події проходили в досить віддаленому минулому. За цей час у цих видів на рівні роду відбулася диплоїдизація геному після поліплоїдного стану, про можливість якого свідчить наявність дуплікованих локусів.



Рис. 7.1. Хромосоми на стадії діакінезу у молюсків роду *Viviparus*.

Мітоз

Каріотип V. viviparus детально описано на основі промірів 5 метафазних пластинок отриманих від самок з популяції р. Тетерів. Диплоїдний набір (2n) складається з 18 хромосом. Морфологічна характеристика каріотипу: 4 пара хромосом має проміжне положення між мета- та субметацентричними (sm-m), всі інші пари хромосом – метацентричні. Хромосомна формула $2n = 16m + 2sm-m = 18$. Довжина диплоїдного набору $TCL = 49,85 \pm 3,77 \text{ mkm}$. Основне число

NF = 36 (рис. 7.2, табл. 7.1). За розмірами чітко виділяється перша та друга пари хромосом, решта хромосом поступово зменшується у розмірах. Відносна довжина їх варіює від 18 (1 пара) до 6,89 (9 пара) (рис. 7.2а).

Каріотип *V. contectus* описано на основі промірів 6 метафазних пластинок отриманих від самок з популяції ставка с. Висока Піч. Диплоїдний набір (2n) складається з 14 хромосом. Морфологічна характеристика каріотипу: 4 і 5 пари хромосом мають проміжне положення між мета- і субметацентричними (sm-m), всі інші пари хромосом – метацентричні. Хромосомна формула $2n = 10m + 4sm-m = 14$. Довжина диплоїдного набору $TCL = 52,47 \pm 1,76 \text{ mkm}$.

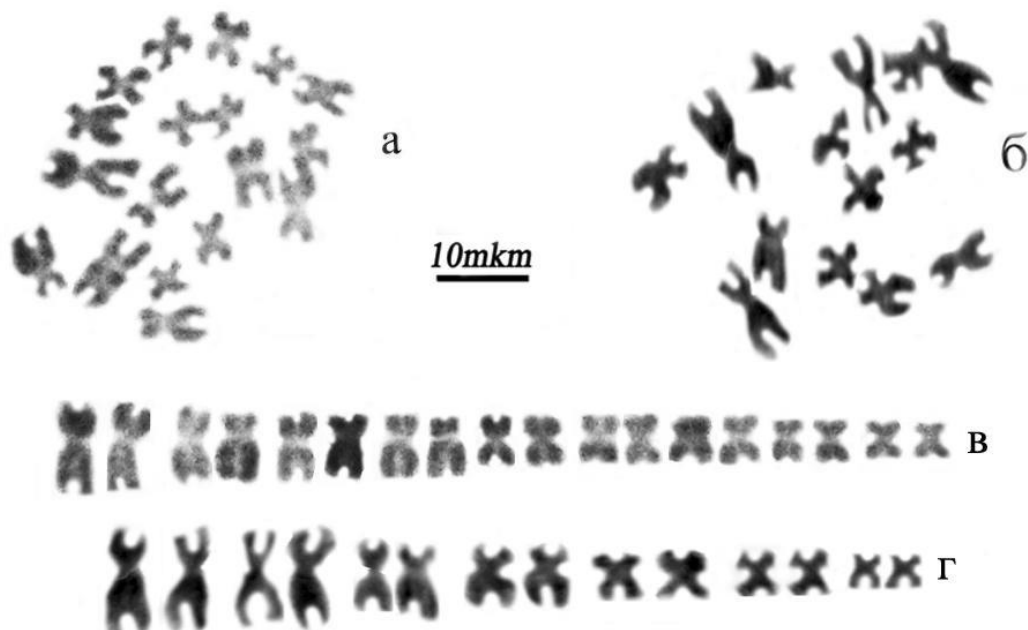


Рис. 7.2. Каріотип: а – мітотична фаза *V. viviparus* (м. Житомир); б – мітотична фаза *V. contectus* (с. Висока Піч); в – каріограма *V. viviparus* (м. Житомир); г – каріограма *V. contectus* (с. Висока Піч).

Основне число NF = 28 (рис. 7.2, табл. 7.2). За розмірами чітко виділяється 1 та 2 пари хромосом, решта хромосом зменшується у розмірі. Відносна довжина їх варіює від 23,19 (1 пара) до 7,9 (7 пара) (рис. 7.2 б)).

Таблиця 7.1.

Проміри та класифікація хромосом *V. viviparus* (L_a – довжина хромосом, L_R – відносна довжина, C_I – центромерний індекс, M – середнє, m – стандартна похибка, m – метацентрики, sm – субметацентрики)

№ пари	$L_a, \mu m$		$L_R \%$		$C_I, \%$		Тип
	M	m	M	M	M	m	
1	4,61	0,33	18	0,94	39,69	1,07	M
2	3,68	0,17	15	0,76	40,31	1,33	m
3	3,17	0,3	12,69	0,26	41,66	0,67	m
4	2,93	0,26	11,77	0,15	39,06	0,74	$sm-m$
5	2,51	0,19	10,24	0,22	40,97	1,07	m
6	2,28	0,25	9,09	0,47	40,83	1,18	m
7	2,01	0,19	8,06	0,24	45,73	1,38	m
8	1,91	0,17	7,63	0,11	40,42	0,67	m
9	1,71	0,12	6,89	0,27	41,54	1,55	m

Отримані результати в цілому співпадають з даними інших дослідників [39, 62]. Зокрема, у молюсків із українських популяцій число хромосом ($2n$) та число хромосомних плеч (NF) не відрізняється від аналогічних показників із популяцій з Росії та Західної Європи.

Таблиця 7.2

Проміри та класифікація хромосом *V. contectus* (L_a – довжина хромосом, L_R – відносна довжина, C_I – центромерний індекс, M – середнє, m – стандартна похибка, m – метацентрики, sm – субметацентрики)

№ пари	$L_a, \mu m$		$L_R \%$		$C_I, \%$		Тип
	M	m	M	M	M	m	
1	6,61	0,26	23,19	0,72	40,06	0,8	m
2	5,53	0,37	19,66	0,44	39,37	0,79	m
3	4,29	0,21	15,19	0,64	40,89	0,77	m

Закінчення таблиці 7.2

4	3,61	0,21	12,72	0,31	9,38	1,74	sm-m
5	3,18	0,17	11,21	0,33	0,29	2,49	sm-m
6	2,86	0,13	10,13	0,29	2,57	1,72	m
7	2,23	0,13	7,9	0,37	41,79	1,4	m

Значний інтерес викликає обговорення факту відмінностей у хромосомних числах досліджених видів. Так, у *V. contectus* диплоїдний набір включає сім пар хромосом, а у *V. viviparus* – дев'ять пар. Характерно, що хромосоми першого виду навіть при візуальній оцінці є більшими. Це підтверджують і результати статистичної оцінки відмінностей довжини диплоїдних наборів цих видів (LSD-тест, дисперсійний аналіз). У *V. contectus* довжина диплоїдного набору становить $52,47 \pm 1,76$ mkm, тоді як у *V. viviparus* – $49,85 \pm 3,77$ mkm. При цьому вказані параметри вірогідно не відрізняються ($P=0,74$). Однакова довжина хромосомних наборів, при наявності відмінностей у числі хромосом, свідчить про можливу участь тандемних транслокацій у еволюції хромосомних наборів роду *Viviparus*. Це підтверджується даними і інших дослідників. Наприклад М. Райнером [62] висловлювалось припущення, що еволюція хромосомних наборів у вівіпарід відбувалась у напрямку зменшення числа хромосом шляхом злиття окремих пар.

Отже, отримані дані свідчать про консервативність хромосомних наборів вівіпарід на видовому рівні. Разом з цим, спостерігається чітка диференціація ряду досліджених видів за числом хромосом. Це свідчить про те, що характеристики каріотипу у цій групі мають важливе діагностичне значення, а отже, перспективним є каріологічне дослідження інших видів роду із залученням як традиційних рутинних методів, так і диференціального забарвлення хромосом.

6.2. Статевий диморфізм на рівні хромосом

Одним із спірних питань, яке стосується каріології вівіпарід, є наявність

чи відсутність у них статевих хромосом. Це питання є особливо актуальним для даної роботи, оскільки у випадку хромосомного визначення статі важко буде пояснити зв'язок між різко диспропорціональним співвідношенням статей в популяції і умовами існування. Очевидно для того, щоб відповісти на питання, який із механізмів визначення статі наявний у цих молюсків – епігамний чи сингамний, необхідно провести детальний кількісний порівняльний аналіз розмірів і форми хромосом самок і самців.

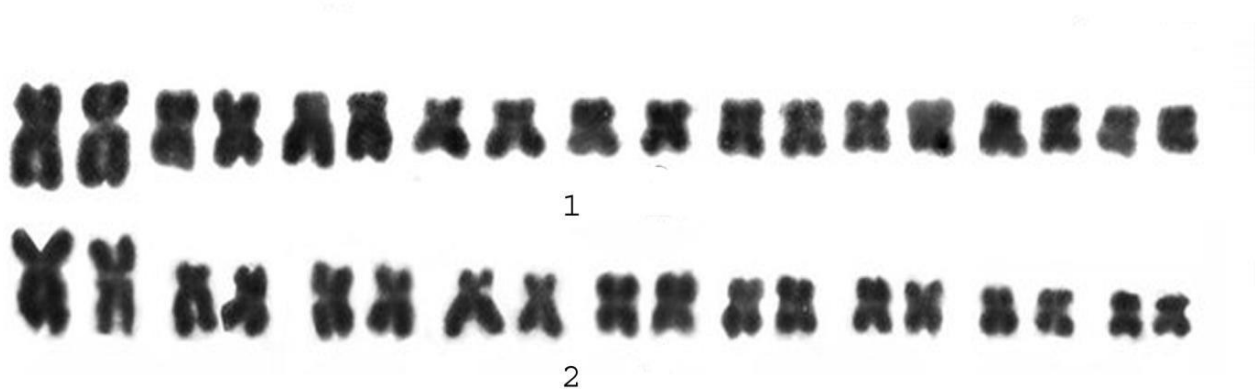


Рис. 7.5. Каріограми *V. viviparus*: 1 – самка, 2 – самець.

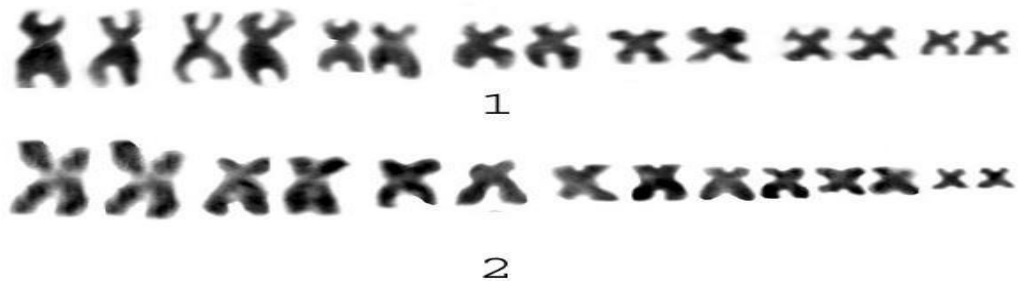


Рис. 7.6. Каріограми *V. contectus*: 1 – самка, 2 – самець.

Для того щоб уникнути можливого впливу географічного фактора, об'єктом каріологічних досліджень стали серії калюжниць двох видів, зібрані в Житомирській області. Молюсків збирали вручну у період їх найбільшої статевої активності (травень – серпень). Каріологічні препарати задовільної якості були отримані від 42 особин *V. viviparus* (21♀ и 21 ♂) із наступних місць: безпосередньо річка Тетерів (11 особин), став в околицях с. Висока Піч (11 особин), р. Гуйва (25 особин) і став поблизу с. Сонячне (2 особини). Число

особин *V. contectus*, від яких були отримані препарати, які підходили для аналізу, значно менша (9 ♀ і 9 ♂): м. Коростень, річка Уж (3 особини), ставок в околицях с. Висока Піч (9 особин), і став біля с. Рея (6 особин), що було викликано значно меншим „виходом” мітозів у цього виду, що також в якійсь мірі є відображенням незадовільного фізіологічного стану цього виду.

Візуальний аналіз каріограм (рис. 7.5-7.6) показує: в обох видів відсутність явних гетероморфних пар хромосом як типу ZW, так і типу XY. Цей результат підтверджує, що в каріотипі цих видів, на відміну від деяких західноєвропейських представників роду *Viviparus* [88], статеві хромосоми відсутні. При цьому отримані дані входять у протиріччя з даними О. В. Павлюченкової [39], яка вказала на гетероморфну пару XY типу у цих молюсків.

Співставлення промірів гомологічних хромосом у самок і самців двох видів показують вірогідні відмінності між статями, які були підтверджені використанням критерію „One-way ANOVA” (табл. 7.3-7.4). У *V. viviparus* вірогідні відмінності за окремими хромосомами проявляються за трьома використаними параметрами: абсолютною та відносною довжиною хромосом та центромерним індексом, у *V. contectus* тільки по одному – відносною довжиною хромосом. Незначне число випадків вірогідних відмінностей в останнього виду можливо викликане меншим об’ємом вибірки, ніж у *V. viviparus*.

Таблиця 7.3

Кількісні параметри каріотипу (M – середнє значення, SD – стандартна похибка середньої): L – довжина хромосоми, Ci,% – центромерний індекс, RL,% – відносна довжина хромосоми у самок і самців

V. viviparus

Хромосо- мна пара	L				Ci,%				L,%			
	♀		♂		♀		♂		♀		♂	
	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD

Продовження таблиці 7.3

1	5,00	0,16	5,45	0,23	38,03	0,95	36,89	1,05	17,69	0,46	19,40	0,35**
1	4,66	0,16	5,25	0,22*	38,72	0,62	35,80	1,36	16,47	0,42	18,67	0,33** *
2	3,88	0,14	4,18	0,22	38,21	1,28	35,21	1,13	13,48	0,15	14,73	0,35**
2	3,75	0,14	3,98	0,20	37,61	1,45	32,40	1,59*	13,04	0,13	14,08	0,34**
3	3,60	0,13	3,65	0,17	38,35	1,47	36,66	1,11	12,63	0,11	12,92	0,31
3	3,47	0,14	3,54	0,16	37,27	1,12	34,55	1,35	12,29	0,20	12,56	0,30
4	3,30	0,14	3,20	0,16	38,67	0,94	38,09	1,02	11,50	0,13	11,34	0,26
4	3,11	0,15	3,15	0,18	40,78	0,89	38,45	1,69	10,98	0,24	11,19	0,50
5	2,89	0,16	2,89	0,14	42,99	0,93	38,97	1,28*	10,03	0,22	10,24	0,24
5	2,84	0,15	2,75	0,13	44,20	1,46	39,04	1,41*	9,88	0,12	9,75	0,20
6	2,76	0,14	2,65	0,13	41,93	0,92	39,11	1,27	9,59	0,11	9,39	0,22
6	2,62	0,14	2,54	0,13	42,21	1,31	38,01	1,52*	9,09	0,15	9,00	0,23
7	2,57	0,14	2,33	0,11	42,86	1,03	38,82	1,58*	8,91	0,17	8,31	0,24*
7	2,47	0,15	2,27	0,11	41,16	1,45	39,50	1,50	8,56	0,20	8,04	0,21
8	2,38	0,14	2,08	0,09	41,97	1,10	38,66	1,50	8,24	0,19	7,40	0,16**
8	2,28	0,14	1,97	0,08	41,00	1,21	37,31	1,39	7,86	0,20	7,07	0,19**
9	2,16	0,13	1,76	0,07*	39,82	1,34	40,48	1,44	7,50	0,19	6,34	0,20** *
9	2,03	0,13	1,68	0,07**	42,44	1,37	40,33	1,15	7,00	0,20	5,98	0,14** *

Відмінності між самками і самцями достовірні вірогідністю: * – $p < 0,05$;

** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,00$.

Проведений дискримінантний аналіз показує високу ступінь відособленості хромосомних наборів самок і самців обох видів (табл. 7.5). Причому ця тенденція проявляється як по кожному кількісному параметру, так і по трьом параметрам в цілому. Рівні дискримінації у всіх випадках дорівнюють 100% або наближені до цього значення, причому дискримінація самок і самців у *V. contectus* не нижча, ніж у *V. viviparus*.

Звертає на себе увагу характер відмінностей промірів і індексів хромосом:

вони стосуються одразу двох хромосом однієї і тієї ж пари. Так, відмінності у відносній довжині хромосом самок і самців *V. viviparus* чітко проявляються за кожною із хромосом 1, 2, 8, 9 пар (рис. 7.7), подібна тенденція у *V. contectus* має місце по 4 і 6 парам (рис. 7.8).

Таблиця 7.4

Кількісні параметри каріотипу (M – середнє значення, SD – стандартна похибка середньої): L – довжина хромосоми, Ci,% – центромерний індекс, RL,% – відносна довжина хромосоми у самок *V. contectus*

Хр. пара	L				Ci,%				RL,%			
	♀		♂		♀		♂		♀		♂	
	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD
1	6,06	0,76	5,30	0,42	39,67	1,61	34,95	2,09	23,62	0,96	21,83	0,52
1	5,82	0,69	5,17	0,42	38,06	1,72	35,62	1,41	22,83	0,94	21,29	0,55
2	5,04	0,72	4,71	0,40	35,64	2,67	37,98	2,44	19,13	0,44	19,30	0,32
2	4,87	0,71	4,62	0,40	36,82	2,38	37,05	2,02	18,49	0,43	18,92	0,37
3	4,24	0,63	3,83	0,32	39,54	1,43	35,10	2,65	15,97	0,62	15,77	0,54
3	4,08	0,61	3,64	0,30	36,33	1,93	35,87	2,13	15,42	0,69	15,01	0,58
4	3,12	0,46	3,22	0,26	37,53	2,35	32,28	2,51	12,04	0,54	13,26	0,25
4	3,10	0,42	3,14	0,27	36,22	2,72	33,54	2,25	11,90	0,32	12,87	0,24*
5	2,88	0,36	2,70	0,19	37,30	2,05	39,06	3,43	11,18	0,31	11,19	0,27
5	2,75	0,35	2,61	0,18	39,42	2,68	35,53	3,02	10,70	0,37	10,82	0,30
6	2,57	0,37	2,49	0,18	39,73	3,29	37,29	3,78	9,71	0,29	10,26	0,20
6	2,37	0,34	2,41	0,19	38,90	4,21	36,30	4,15	9,03	0,23	9,90	0,24*
7	2,19	0,32	2,07	0,16	36,69	2,60	40,81	3,04	8,33	0,32	8,51	0,31
7	2,08	0,28	1,98	0,16	40,51	2,22	41,70	2,44	8,04	0,50	8,17	0,34

Явище диференціації статей за довжиною аутосом відоме досить давно. У людини і пацюка (ХУ - визначення статі) довжина найбільшої пари аутосом у самців вірогідно більша, ніж у самок, тоді як у відношенні найменшої пари аутосом спостерігається протилежна закономірність [66, 89]. При цьому хромосоми довші, ніж хромосоми самок, що можливо пов'язане з відмінностями в їх спіралізації.

Таблиця 7.5

Матриці дискримінації по різних параметрах каріотипу в цілому

Параметри дискримінації	<i>V. contectus</i>			<i>V. viviparus</i>		
L	%	♀	♂	%	♀	♂
♀	100	9	0	95,2	20	1
♂	100	0	9	85,7	3	18
В цілому	100	9	9	90,5	23	19
c,%	%	♀	♂	%	♀	♂
♀	89	8	1	85,7	18	3
♂	100	0	9	71,4	6	15
В цілому	94	8	10	78,6	24	18
L,%	%	♀	♂	%	♀	♂
♀	100	9	0	95,5	21	1
♂	100	0	9	90,5	2	19
В цілому	100	9	9	93,0	23	20
L + Ci,% + RL,%	%	♀	♂	%	♀	♂
♀	100	0	9	100	21	0
♂	100	9	0	100	0	21
В цілому	100	9	9	100	21	21

L – довжина каріотипу; Ci,% – центромерний індекс; RL,% – відносна довжина хромосоми; L + Ci,% + RL,% – в цілому по трьом індексам

Відомо, що у людини відмінності в розмірах можуть спостерігатися і між хромосомами однієї пари. В деяких випадках це пов'язано з структурними відмінностями, в інших – з різним ступенем спіралізації. Так інактивована X хромосома у жінок коротша активної X хромосоми [70], а у XXXXY особин три інактивованих X хромосоми мають різну довжину і коротші активної X хромосоми [57].

Інактивація X-хромосоми є класичним прикладом регульованих у розвитку переходів між активним і неактивним станом хроматину (факультативний гетерохроматин). Цілком можливо, що виявлені відмінності в розмірах хромосом *V. contectus* і *V. viviparus* також пов'язані з відмінностями в організації факультативного гетерохроматину у самців і самок. Відповідно до сучасних уявлень про еволюцію статевих хромосом [72], цей процес проходить декілька закономірних стадій: поява на одному із гомологів локусу, який визначає стать; накопичення статево специфічних алелей; обмежена рекомбінації і виникнення хромосоמו-специфічних районів; дегенерація специфічного району Y (W) хромосоми за виключенням псевдоаутосомної ділянки; дегенерація всієї Y (W) хромосоми. Оскільки в роді *Viviparus* є види, стать яких детермінується гетероморфними хромосомами, можна припустити, що види, у яких такі хромосоми не знайдені, знаходяться на близькому до цього стану етапі еволюції хромосом. Таким чином, визначення статі у *V. contectus* і *V. viviparus* з великою імовірністю забезпечується гомоморфною парою хромосом з статеспецифічними алелями. Недосконалість механізмів детермінації статі у цих видів дозволяє припустити також певний вплив на цей процес факторів зовнішнього середовища.

Ця обставина доводить, що відмінності в кількісних характеристиках хромосом самок і самців у цих видів пов'язані не з наявністю гетероморфних пар, а із змінами розмірів і пропорцій хромосом конкретної хромосомної пари. Таким чином, відмінності каріотипів двох статей обумовлені не наявністю статевих хромосом, а, ймовірніше за все, особливостями функціонування

генетичного апарату самок і самців. Це означає, що у цих видів молюсків має місце епігамне визначення статі, за яким співвідношення статей в популяції, відображає особливості середовища існування, а виявлені відмінності каріотипів самок і самців мають фізіологічну природу на рівні анатомічних ознак. При цьому конкретний механізм цих відмінностей може бути пов'язаний з різним ступенем спіралізації хромосом в процесі мітозу або особливостями укладки хроматину у самок і самців.

Отримані результати доводять, що відмінності в співвідношенні статей в популяціях двох досліджених видів молюсків пов'язані не з особливостями визначення статі у кожного із видів, а, очевидно, із ступенем пригнічення їх популяцій. Причому різке зміщення співвідношення статей спостерігається як у *V. viviparus*, так і *V. contectus*, що свідчить про несприятливий стан популяцій цих видів у водоймах України, на відміну від річкових систем, наприклад Польщі [75], де співвідношення самок і самців більш близьке 1:1. При цьому екологічні умови, які склалися у водних екосистемах України, особливо несприятливі для *V. contectus*, в популяціях яких дефіцит самців найбільш відчутний.

Якщо положення про те, що різкий дефіцит самців в популяціях досліджених молюсків, є наслідком умов існування, то в популяціях кісткових риб досить часто має місце протилежна тенденція. Багаточисельні експериментальні дослідження [61, 66] і спостереження за природними популяціями [2] показують, що навколишній стрес (різке підвищення температури інкубації ікри, зміна рН води, недостатня трофічна база або підвищена щільність поселення), як правило, призводять до збільшення долі самців, аж до того, що потомстві будуть лише одні самці. Звідси можна зробити висновок проте що епігамний механізм визначення статі досить різноманітний і залежить від місця організму в еволюційній системі.

РОЗДІЛ 7

ЖИТТЄВІ СТРАТЕГІЇ КАЛЮЖНИЦЬ І ЇХ ОСОБЛИВОСТІ

Підводячи підсумок отриманих результатів, слід, перш за все, визначити, наскільки правомірно називати досліджені види калюжниць *V. viviparus* і *V. contectus* видом-патієнтом і видом-експлерентом. Наскільки відповідають такого роду класифікації те, що називають життєвими стратегіям видів в сучасних екологічних умовах.

У відповідності до формулювання, яке було запропоноване для рослин [40, 42], вид-патієнт – це відносно стабільний вид, який здатний жити в умовах навколишнього середовища з обмеженою кількістю ресурсів, тоді як вид-експлерент – це стабільний вид, він не може скласти конкуренцію близьким в екологічному відношенні видам, але здатен час від часу утворювати у відповідних умовах досить багаточисельні популяції.

Цілком очевидно, що цим досить розпливчастим формулюванням важко підібрати в природі повну відповідність, оскільки в різні періоди розвитку екосистем або в різних частинах ареалу один і той же вид може проявляти себе по різному. Що ж стосується калюжниць, то одразу слід відмітити, що обидва види в водоймах України явно втрачають колишню чисельність і відчують себе дискомфортно. Це впливає із наших спостережень, які вже близько 10 років проводяться в головному руслі р. Тетерів в околицях м. Житомир. За цей період тут зник *V. contectus*, а *V. viviparus* став небагаточисельним, хоча декілька десятиліть тому останній вид був досить численним, про що свідчить велика кількість пустих черепашок цього виду. Крім того, у водоймах України спостерігається загальне зниження чисельності молюсків. Це явище фундаментально описане на прикладі двостулкових молюсків роду *Unionidae* [55]. Підводячи певний підсумок цих досліджень, можна стверджувати, що причиною зменшення чисельності і звуження ареалів у межах України є зарегулювання

практично всіх рівнинних річок. Це призвело до кардинальних змін гідроекосистем. По-перше, замість річних систем з швидкою течією, виникли водосховища і ставки, а на річкових ділянках, що збереглися, течія різко сповільнилася. По-друге, різко змінилися водні системи заплави. Припинення весняних паводків призвело до її висушування і заболочування заплавлених озер. Все це в кінцевому рахунку стало причиною різкого падіння чисельності і навіть вимирання річних реофільних і лімнофільних видів.

Очевидно, не стали виключенням і молюски-калюжниці, причому в найбільшій мірі постраждав вид *V. contectus*, який чітко приурочений до заплавлених екосистем або участків річок з невеликою течією густо зарослих вищою водною рослинністю. Однак, в цьому випадку виникає питання, якщо цей вид віддає перевагу місцям з відсутністю течії, то чому ж він вмирає в умовах зарегулювання набагато більшими темпами, ніж *V. viviparus*. Досить ймовірно, що це пов'язано з його меншою екологічною толерантністю і низькою стійкістю до забруднення води або дефіциту кисню, що в повній мірі властиво сучасним річковим системам України.

Виходячи із наявних свідчень про поширення і чисельність видів і їх екологічну толерантність, що були отримані в результаті проведеного дослідження, можна стверджувати, що визначення виду *V. contectus* як експлеренту цілком виправдано. Так, цей вид в водоймах України має досить обмежений ареал і оптимальних місць для його існування залишилось зовсім небагато, крім того, є всі підстави вважати, що падіння чисельності цього виду носить навіть катастрофічний характер. Цей вид, який згідно колекційному матеріалу переважав над *V. viviparus* і був досить багаточисельним, наразі став рідкісним видом, який зберігся в окремих самих для нього підходящих місцях існування. Причому можна прогнозувати зменшення ареалу виду і його збереження тільки в найбільш придатних для нього місцях проживання, якими є водні системи Північно-Західного Полісся.

Що стосується виду *V. viviparus*, то інтерпретація його життєвої стратегії як виду-патієнта також частково умовна, але все ж таки виглядає досить адекватно.

Якщо оцінювати потенціал його життєдіяльності, то слід зазначити, що ареал *V. viviparus* охоплює практично всі водойми України за виключенням найбільш екстремальних для його існування – водних систем Степового Криму і сухого материкового степу, а також Карпат. Що стосується його загальної чисельності, то слід відмітити, що поселення цього виду можна виявити, хоча часто з досить низькою щільністю, в усіх придатних для виду біотопах. Очевидно, потенціал цього виду ще досить високий і його популяції будуть зберігатися, хоча і з різною ступінню представленості, практично в усіх водних екосистемах України.

Таким чином, якщо виявити, що в умовах сучасної України мова йде про два види з різними життєвими стратегіями: один ще досить стабільний, а другий згасаючий, який тільки намагається зберегтися, то виникає питання про існування будь-яких компенсаторних механізмів індивідуального, популяційного або мікроеволюційного характеру, які б дозволили згасаючому виду якимось чином протистояти умовам навколишнього середовища, які змінюються в негативний бік. З цією метою було проведено порівняльне дослідження цілого ряду адаптивних показників детально вивчених у цих двох видів у межах України.

Співвідношення статей в популяціях. Виявляється згасаючий вид *V. contectus* характеризується різко зміщеним співвідношенням статей в сторону самців, причому в два рази, в порівнянні з *V. viviparus*. Причиною цього, судячи з того, що у обох видів епігамний механізм визначення статі, є погіршення для них умов існування. Це підтверджує та обставина, що в минулому в період нормального стану водних рівнинних екосистем співвідношення статей в популяціях цих двох видів молюсків було рівним. Такий різкий дефіцит самців при копулятивному способі розмноження не дозволяє ефективно використовувати репродуктивний потенціал всіх самок. В цьому випадку цілком можливий спонтанний партеногенез або стерильність (не заплідненість) окремих самок, що повинно призводити до зниження плодючості і зниженню репродуктивного потенціалу популяцій.

Індивідуальна плодючість. Проведені оцінки підтверджують, що рівень індивідуальної плодючості у згасаючого виду *V. contectus* вірогідно нижчий, ніж у

відносно стабільного *V. viviparus*. Відмінності в числі ембріонів на одну самку в середньому досягає двох раз. В чому причина такого падіння плодючості одного виду у порівнянні з другим до кінця не зрозуміло. Це може бути і дефіцит самців, який не забезпечує достатнє число запліднень, і несприятливі умови існування, і недостатня трофіка та інбридинг. Різке зниження плодючості в обох видів молюсків, що спостерігається за останні 50- 40 років, а також та обставина, що нормальне співвідношення статей і висока плодючість у *V. contectus* позитивно корелюють з середніми розмірами черепашок самок в вибірці, свідчить, що саме фізіологічні механізми, які пов'язані з умовами існування, в цьому випадку відіграють ключову роль.

Статевий диморфізм. Як і слід очікувати, між самками і самцями у обох видів мають місце вірогідні морфологічні відмінності, однак загальних тенденцій в характері статевої мінливості для двох видів не знайдені. У *V. contectus* відмінності між особинами різних статей, в основному, пов'язані з розмірами, а у *V. viviparus* з пропорціями. Принципово важливою є та обставина, що у *V. viviparus* на рівні дискримінантного аналізу самки і самці відрізняються на 100%, тоді як у *V. contectus* наявні проблеми з діагностикою самців – вони тільки на 50% чітко відрізняються від самок. Це означає, що самці морфологічно, а з урахуванням того, що статевий диморфізм формується фізіологічними механізмами, і фізіологічно неповноцінні.

Стабільність розвитку. Співставлення рівнів мінливості конхіологічних ознак двох видів однозначно доводить, що індивідуальна мінливість суттєво вища у *V. contectus*, ніж у *V. viviparus*. Причому мова йде не тільки про індекси, але й про мінливість розмірних показників. Останнє означає, що оскільки за числом завитків дослідження серії двох видів не відрізняються, то мова йде про меншу стабілізацію ростових процесів у *V. contectus* у порівнянні з *V. viviparus*. Ця обставина доводить, що і ця адаптивна характеристика у *V. viviparus* виражена сильніше, ніж у *V. contectus*.

Таким чином, в результаті проведеного дослідження на двох досить близьких видах молюсків, але з різними в сучасних умовах життєвими

стратегіями, можна вважати доведеним, що в несприятливих для виду екологічних ситуаціях відбувається не тільки порушення нормального функціонування організму внаслідок дії негативних зовнішніх факторів, але і починають діяти додаткові або вторинні фактори: інбридинг, порушення структури схрещувань, зниження плодючості, дестабілізація індивідуального розвитку. При цьому, як показало дослідження, у згасаючого виду *V. contectus*, не виникають спеціальні адаптивні механізми на різних рівнях організації (індивідуальному, популяційному, мікроеволюційному), які дозволяли б цьому виду компенсувати втрати, щоносять йому несприятливі умови. Можна було б, наприклад, очікувати, що природний добір, який відбувається більш інтенсивно в загрозованих для виду умовах, коли елімінація особливо значна, буде призводити до ефективної природної селекції більш пристосованих, плодовитих і життєвостійких особин. Але цього не відбувається, звідси можна зробити висновок, що вид внаслідок несприятливих умов існування різко втрачаючий свою чисельність, не набуває механізмів, які б сприяли відновленню його потенціалу і при пригнічуючій екологічній ситуації приречений на поступове згасання. Наскільки ця тенденція є загальною закономірністю покажуть наступні дослідження.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях / Ю. П. Алтухов. – М.: ИКЦ „Академкнига“. – 2003. – 431 с.
2. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях / Ю. П. Алтухов. – М.: Мир, 1983. – 279 с.
3. Алтухов Ю. П. Генетический мономорфизм видов и его возможное биологическое значение / Ю. П. Алтухов, Ю. Г. Рычков // Журнал общей биологии. – 1972. – Т. 33, № 3. – С. 281-300.
4. Анистратенко В. В. Фауна и экология брюхоногих моллюсков бассейна Среднего Днепра / В. В. Анистратенко, Е. В. Черногоренко // Вестник зоологии. – 1989. – №2. – С. 3–6.
5. Анистратенко В. В. Класс Панцирные или Хитоны, класс Брюхоногие – Cyclobranchia, Scutibranchia и Pectinibranchia (часть). Фауна Украины / В. В. Анистратенко, О. Ю. Анистратенко // Т.29. Моллюски, вып. 1. Книга 1, 2001. – 240 с.
6. Анистратенко В. В. Современное распространение брюхоногих моллюсков семейства Viviparidae (Gastropoda) в континентальных водах Евразии / В.В.Анистратенко, Е.В. Дегтяренко, О.Ю. Анистратенко [та ін.],// Зоологический журнал – 2014. – Т.93. – № 2 – С. 211-220.
7. Белецкий П. О . Материалы к познанию фауны моллюсков России. Моллюски Gastropoda Харьковской губернии / П. О. Белецкий // Труды Харк. о– ва испытателей природы. – 1918. – Т. 49. – С. 69–110.
8. Белінг Д. О. Науково–дослідна робота Дніпровської біологічної станції за 1928 р. / Д. О. Белінг // Тр. фіз.–мат. відділу Всеукр. акад. наук. – 1929. – Т. 11, № 3. – С. 138–197.
9. Власов Б. В. Класс Брюхоногие моллюски (Gastropoda). Жизнь животных / Б .В . Власов, П. В. Матекин. – М.: Просвещение, 1988. –С. 14-65.
10. Воронцов Н. Н. Значение изучения хромосомных наборов для систематики млекопитающих / Н. П. Воронцов // «Бюлл. Московского. общества испытателей природы. Отд. Биологический» – 1958. – Т. 63, № 2. – С. 862-898.

11. Гарбар Д. А. Моллюски роду *Planorbarius* (Gastropoda, Pulmonata, Bulinidae) фауни України: аналіз морфологічних, каріологічних та генетичних ознак : автореф. дис. на здобуття наук., ступеня кандидата біол. наук : спец. 03.00.08 „Зоологія” / Д. А. Гарбар. – Київ, 2006. – 21 с.
12. Генетика изоферментов / [под. ред. Л. И. Корочкин и др.] – М.: Наука, 1977. – 275 с.
13. Гураль Р. І. Фауна прісноводних молюсків м. Львова та його околиць / Р. І. Гураль // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2003. – Т. 18. – С. 135 – 146.
14. Гураль Р. І. Прісноводні молюски Розточчя / Р. І. Гураль // Наук. запис. Держ. природознавч. музею. – Львів, 2008. – №24. – С. 145–152.
15. Ельский К. М. О малакологической фауне окрестностей г. Киева / К. М. Ельский // Изв. ун-та Святого Владимира. – 1862.
16. Жадин В. И. Наши пресноводные моллюски / В. И. Жадин – Муром: Изд-во Окс. биол. ст., 1926. – 131 с.
17. Жадин В. И. К биологии моллюсков пересыхающих водоемов / В. И. Жадин // Рус. гидробиол. журн. – 1926 б. – 5, №1/2. – С. 2–11.
18. Жадин В. И. Исследования по экологии и изменчивости *Vivipara fasciata* Mull / В. И. Жадин // Монографии Волжской биологической станции. – 1928. – №3. – 88с.
19. Жадин В. И. Материалы по фауне пресноводных моллюсков бассейна р. Северного Донца / В. И. Жадин // Тр. Харьк. т-ва дослідників природи. – 1929. – № 52. – С. 77–100.
20. Жадин В. И. Пресноводные моллюски СССР / В. И. Жадин. Л.: Ленснабтехиздат, 1933. – 232 с.
21. Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР / В. И. Жадин Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1952. –Т. 46. –376 с.
22. Жадин В. И. Реки, озера, водохранилища СССР: их фауна и флора / В. И. Жадин, С. В. Герд М.: Учгедгиз, 1961. – 600 с.

23. Зимбалевская Л. Н. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ / Л. Н. Зимбалевская. – К.: Наукова думка, 1981. – 201 с.

24. Корнюшин А. В. Малакофауна низовий Дуная в пределах Украины / А. В. Корнюшин, А. В. Ляшенко // Гидробиол. журнал. – 2004. – Т. 40, №1. – С. 3-19.

25. Левина О. В. Моллюски семейства Viviparidae водохранилищ Днепровского каскада / О. В. Левина // Гидробиологический журнал, 1992. – Т. 28, № 1. – С. 60 – 65.

26. Левитский Г. А. Морфология хромосом и понятие "кариотипа" в систематике / Г. А. Левитский // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1931. – Т. 27, вып. 1. – С. 19-174.

27. Левонтин Р. Генетические основы эволюции / Р. Левонтин; [пер. с англ. В. Г. Митрофанова]. – М.: Мир, 1978. – 351 с.

28. Ліндгольм В. А. До виучування малакофауни нижньої течії р. Дніпра / В. А. Ліндгольм // Зб. праць Дніпр. біол. ст. – 1929. – 11, вип. 3. – С. 113–143.

29. Марковский Ю. М. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины, условия ее существования и пути использования. (Ч. III) Водоемы Килийской дельты Дуная / Ю. М. Марковский. – К.: Изд-во АН УССР, 1955. – 280 с.

30. Межжерин С. В. Экологическая альтернативность близких видов пресноводных моллюсков живородок *Viviparus viviparus* *Viviparus contectus* (Gastropoda, Viviparidae): ретроспектива и современное состояние / С. В. Межжерин, Т. В. Андрійчук, Р. В. Бабко, Т. Н. Кузьмина // Природничий альманах, Серія: Біологічні науки: збірник наукових праць. – Херсон: ПП Вишемирський. – 2014. – С. 105-113.

31. Межжерин С. В. Геногеографическая структура европейского ареала перловицы обыкновенной *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia, Unionidae) по данным аллозимного анализа. / С. В. Межжерин Л. А., Васильева, Е. И. Жалай, [та ін.] // Вісник Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів. – 2010. – Т. 8, №2. – С. 243-249.

32. Межжерин С. В. Генетическая дифференциация таксонов

млекопитающих: оценка по биохимическим маркерам / С. В. Межжерин, С. Ю. Морозов-Леонов // Журнал общей биологии. – 1995. – Т.56, №1. – С.71- 96.

33. Межжерин С. В. Моллюски рода *Theodoxus* (Gastropoda, Neritidae) Украины: морфологический и аллозимный анализ / С. В. Межжерин, Ю. В. Тарасова, Е. И. Жалай // Вестник зоологии. – 2011. – Т. 46, № 6. – С. 531- 540.

34. Межжерин С. В. Механизмы стабилизации гибридных зон у пресноводных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata): тестирование гипотез путем моделирования экологической ниши / С. В. Межжерин, В. М. Титар, А. В. Гарбар [та ін.] // Доповіді НАН України. – 2010. – №12. – С. 144-149.

35. Мирошниченко А. З. Плодовитость пресноводного моллюска *Viviparus viviparus* L. / А. З. Мірошниченко // Зоологический журнал – 1958. – 37. – Вып.11. – С.1635-1644.

36. Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. / Г. В. Никольский – М.: Пищевая промышленность, 1974. – 468 с.

37. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / [Я. И. Старобогатов, Л. А. Прозорова] С-Пб.: Наука, 2004. – Т. 6. – С. 9 – 492.

38. Орлов В. Н. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. / В. Н. Орлов, Н. Ш. Булатова. – М.: Наука, 1983. – 405 с.

39. Павлюченкова О. В. Морфо-функциональный и кариологический анализ моллюсков надсемейства Viviparidae (Gastropoda Pectinibranchia) фауны России и сопредельных территорий: : автореф. дис. на здобуття наук., ступеня кандидата біол. наук: спец. 03.00.08 „Зоологія” / О. В. Павлюченкова. – Санкт- Петербург, 1997. – 18 с.

40. Плигин Ю. В. Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ / Ю. В. Плигин [Под. Ред Л. Н. Зимбалевской]. Киев.: Наукова Думка, 1989. – 244 с.

41. Поліщук В. В. Гідрофауна пониззя Дунаю в межах України / В. В. Поліщук. – К.: Наук. думка, 1974. – 420 с.

42. Природно-ресурсный аспект розвитку України. – Київ: Видавничий дім „KM Academia”, 2001. – 109 с.

43. Раменский Л. Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии / Л. Г. Раменский. – Советская ботаника, 1935. – №.4. – С. 25–42.

44. Рябцева Ю. С. Черевоніг молюски родини Viviparidae Gray, 1847 Європи (порівняльна морфологія та особливості біології автореф. дис. на здобуття наук., ступеня кандидата біол. наук: спец. 03.00.08 „Зоологія” / Ю. С. Рябцева – Київ, 2013. – 20 с.

45. Рябцева Ю. С. Необычно крупные живородки (Gastropoda, Viviparidae) из пруда пгт. Немешаево (Киевская область) / Ю. С. Рябцева, Е. В. Дегтяренко // Вестник зоологии. – 2011. – Т.45, N 2. – С. 160.

46. Ситникова Т. Я. Объем и систематический статус группы Architaenioglossa (Gastropoda, Pectinibranchia) / Т. Я. Ситникова, Я. И. Старобогатов // Зоологический журнал. – 1982. – 61, 6. – С. 831-842.

47. Созинов А. А. Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции / А. А. Созинов. – М.: Наука, 1985 – 272 с.

48. Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоёмов / Я. И. Старобогатов. – Л.: Наука, 1970. – 371с.

49. Титар В. М. Аналіз ареалів видів: підхід, заснований на моделюванні екологічної ніші / В.М. Титар// Вестник зоологи. – 2011, Вип. 25. – 94 с.

50. Черногоренко Е. В. О видовом составе vivipарид (Gastropoda, Viviparidae) Европы и Западной Азии / Е. В. Черногоренко // Зоологический журнал. – 1988. – Т.67, Вып. 5. – С. 645-655.

51. Черногоренко Е. В. Моллюски семейств Valvatidae и Viviparidae фауны Украины: автореф. дис. на здобуття наук., ступеня кандидата біол. наук: спец. 03.00.08 „Зоологія” / Е. В. Черногоренко – Киев, 1988. – 25 с.

52. Черногоренко М. И. Личинки трематод в моллюсках Днепра и его водохранилищ / М. И. Черногоренко. – Киев: Наукова Думка, 1983. – 210 с.

53. Черногоренко М. И. Влияние пола хозяина на зараженность моллюсков сем. Viviparidae личинками трематод / М. И. Черногоренко, Л. В. Низовская,

Е. В. Черногоренко // Мат-лы Х конф. Украинского общества паразитологов. – Киев. Наукова Думка, 1985. – С. 322-323.

54. Шимкович О. Д. Аловидова структура й інтрогресивна гібридизація у ставкови́ка великого *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus? 1758) s. lato (Gastropoda, Pulmonata) в межах України: : автореф. дис. на здобуття наук., ступеня кандидата біол. наук: спец. 03.00.08 „Зоологія” / О. Д. Шимкович – Київ, 2012 – 22 с.

55. Янович Л. М. Перлівницеві Unioninae Rafinesque, 1820 (Bivalvia) в сучасних екологічних умовах України (стан популяцій, особливості статеві структури і розмноження, біоценотичні зв'язки та фауна): автореф. дис. На здобуття наук., ступеня кандидата біол. наук: спец. 03.00.08 „Зоологія” / Л. М. Янович, Київ, 2013. – 48 с.

56. Arnaud-Haond S. Evidence for male-biased effective sex ratio and recent step-by-step colonization in the bivalve *Pinctada mazatlanica* / S. Arnaud-Haond, M. Monteforte, F. Blanc, [et.al] // J. Evol. Biol. – 2003. – V.16. – P. 790–796.

57. Atkins L. A case of XXXXY sex chromosome anomaly with autoradiographic studies / L. Atkins, J. A. Book, K. H. Gustavson, O. Hansson [et. al.]// Cytogenetics. –g 1963. – 2. – P. 208 -232.

58. Avise J .C. Genetic sex determination, gender identification and pseudohermaphroditism in the knobbed whelk, *Busycon carica* (Mollusca: Melongenidae) / J .C . Avise, A . J . Power, D . Walker // Proc. Roy. Soc. London. – 2004. – B 271. – P. 641–646.

59. Bąkowski J. Mięczaki galicyjskie / J. Bąkowski // Kosmos, Lwow. – 1884. – T. 9. – S. 764–765.

60. Banpavichit S. Sex ratio and susceptibility of the golden apple snail, *Pomacea canaliculata*. Southeast / S. Banpavichit, R. S. Keawjam, E. S. Upatham // Asian J. Trop. Med. Pub. Health. – 1994. – V. 25. P. 387–391.

61. Ben-Ami F. Temporal patterns of geographic parthenogenesis in a freshwater snail. / F. Ben-Ami, J. Heller // Biol J Linn Soc 91. –2007. – P.711–718.

62. Beršienė L. Comparatibe karyological analysis of five species of *Viviparus* (Gastropoda, Protobranchia) / L. Beršienė, G. Ribí, D. Borsyte // J. Mollusk.

Study. – 2000. – V. 66. P. 259-271.

63. Bourguignat J. R. Recensement des *Vivipara* du systeme Europeen Paris / J. R. Bourguignat. – 1880. – 52 p.

64. Demian E. S. Sexual dimorphism and sex ratio in the snail *Marisa cornuarietis* (L.) / E. S. Demian, A. M. Ibrahim // Bull. Zool. Soc. Egypt. – 1972. – V. 24. – P. 52–63.

65. Devlin R. H. Sex determination and sex differentiation in fish: an overview of genetic, physiological, and environmental influences / R. H. Devlin, Y. Nagahama // Aquaculture. – 2002. – V.208. – P. 191-364.

66. Evans H. M. A sex difference in chromosome lengths in the Mammalia / H. M Evans, O. Swezy // Genetics. – 1928. – №13, P. 532 – 543.

67. Falniovski A. Allozyme and morphology evolution in European Viviparidae (Mollusca: Gastropoda: Architaenioglossa) / A. Falniovski, A. Kozik, M. Szarowska [et.al] // J. Zool. Syst. Evol. Research. – 1996. – V. 34, N1. – P.49-62.

68. Franz V. Viviparus, Morphometrie, Phelogenie und Geographie der europaische fossilen und rezenten Paludinen / V. Franz // Denkschr. Med.-Naturwiss. Ges. Jena. – 1932. – V. 80, Is. 1. – P. 1-160.

69. Glöer P. Sübwassergastropoden. Mollusca. Nord-und Mitteleuropas / P. Glöer. – Hackenheim (vol I): ConchBooks, 2002. – 327 s.

70. Graves G. Sex chromosome specialization and degeneration in mammals / G. Graves // Cell. – 2006. – 124 (5). – P. 901–914.

71. Harris H. Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics / H. Harris, D. A. Hopkinson // Amsterdam: North-Holland. – 1976. – 257p.

72. Hybridization of *Bombina bombina* and *B. variegata* (Anura, Discoglossidae) at a sharp ecotone in Western Ukraine: comparisons across transects and over time / A. Yanchukov, S. Hofman, J. M. Szymura [et al.] // Evolution. – 2006. – V. 60, № 3. – P. 583–600.

73. Inaba A. Studies on the chromosome number of freshwater gastropods /A Inaba, H. Tanaka // J. Sci. Hirosima Univ. – 1953 – ser. B, div. 1. – P. 213-220.

74. Jakubik B. Reproduction of the freshwater snail *Viviparus contectus* (Millet,

1813) (Gastropoda; Caenogastropoda; Archtaenioglossa) / B. Jakubik // Folia Mal. – 2009. – V.17, N4. – P. 223-230.

75. Jakubik B. Life strategies of Viviparidae (Gastropoda; Caenogastropoda; Archtaenioglossa) in various aquatic habitats *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) and *V. contectus* (Millet, 1813) / B. Jakubik // Fol. Mal. – 2012. – V.20, N3. – P. 145-147.

76. Katoh P. Genetic evidence for natural and apparent introgression between freshwater snail species (*Viviparus ater* and *V. contectus*) / P. Katoh, G. Ribi // J. Evol. Biol. – 1996. – V. 9, Is. 1. – P. 67-82.

77. Kobelt W. A. Die Gattung Paludina (Vivipara Montfort)/ Neue Folge / W. A. Kobelt // Syst Conchylien-Cabinet von Martini F. und Chemnitz J. – Nuerenberg, 1906-1909. – S. 97-430.

78. Kotrla B. Sexual dimorphism of shell shape and growth of *Villosa villosa* (Wright) and *Elliptio laterina* (Conrad) (Pelecypoda: Unionidae / B. Kotrla, F. C. James // J. Moll. Stud. – 1987. – 53. – P.13–23.

79. Meier-Brook C. Artauffassungen in Bereich der limnischen Mollusken und ihr Wand im 20. Jahrhundert / C. Meier-Brook // Arch. Moll. – 1993. –Vol. 122. – P. 133–147.

80. Mezhzherin S. V. The house mice, *Mus musculus* s. l., hybrid zone of Transcaucasus / S. V. Mezhzherin, E. V. Kotenkova, A. G. Mikhailenko // Z. Säugetierkunde. – 1998. – V. 63. – S. 154–168.

81. Minton R. L. Evidence of sexual shape dimorphism in *Viviparus* (Gastropoda: Viviparidae) / R. L. Minton, L. L. Wang // J. Mollusc. Stud. –2011. – P.315-317.

82. Nei M. Molecular population genetic and evolution / M. Nei. – Amsterdam: North-Holland, 1975. – 275 p.

83. Peacock F. C. Serum protein electrophoresis in acrilamye gel patterns from normal human subjects / F. C. Peacock, S .L .Bunting, K. G. Queen // Science. – 1965. – Vol. 147. – P. 1451-1455.

84. Phillips S. J. Maximum entropy modeling of species geographic distributions / S. J. Phillips, R. P. Anderson, R. E. Schapire // Journal of Ecological Modelling. – 2006. – 190, N 3-4. – P. 231–256.

85. Pollister A. W. Distribution of mussels in the genus *Campelema*, with a note on the chromosome numbers in Viviparidae. / A. W. Pollister, P. F. Pollister // Anatomical Record. – 1940. – 78. – P. 83-84.

86. Pollister A. W. The relation between centriole and centromere in atypical spermatogenesis of viviparid snails. / A. W. Pollister, P. F. Pollister // Annals of New York Academy of Sciences. – 1943. – P. 1-48.

87. Porter A. Population genetics of *Viviparus* (Mollusca: Prosobranchia): homogeneity of *V. ater* and apparent introgression into *V. contectus* / A. Porter, G. Ribi // Heredity. – 1994. – V. 73, Is 1. – P. 170-176.

88. Ramamoorthi K. Chromosomes of *Viviparus dissimilis* (Muller) and *Viviparus bengalensis* (Lamarck) (Prosobranchia – Gastropoda). / K. Ramamoorthi // J. Zool. Soc. – India., 1958. – 10 – P. 33-38.

89. Reitalu J. Chromosome studies in connection with sex chromosomal deviations in man. [Hereditas](#). – 1968;59(1). – P. 1-48.

90. Sex Ratios: Concepts and Research Methods / Hardy I. C. W., [ed. Cambridge University Press] Cambridge, UK. – 2002. – 414 p.

91. Son M. H. Sexual dimorphism of *Nucella lapillus* (Gastropoda: Muricidae) in North Wales, UK / M. H. Son, R. N. Hughes // J. Mollusc Stud. – 2000. – V. 66. – P. 489–498.

92. Vavrova L., Van Damme D. *Viviparus acerosus*: <http://www.iucnredlist.org/details/23040/0>

93. Westerlund C. A. Fauna der in der Palaearctischen Region lebenden Binnenconchylien: VI. Fam. Ampullariidae, Paludinidae, Hydrobiidae, Melanidae, Valvatidae et Neritidae. / C. A. Westerlund. – Lund: Hakan Ohlsson, 1886. – 169 s.

94. Werren J. H. Sex determination, sex ratios, and genetic conflict / J. H. Werren, L. W. Beukeboom // Ann. Rev. Ecol. Syst. – 1998. – V. 29. – P. 233– 261.

95. West S. A. Constraints in the evolution of sex ratio adjustment / S. A. West, B. C. Sheldon // Science. – 2002. – V. 295. – P. 1685–1688.

96. Williams G. C. The question of adaptive sex ratio in outcrossed vertebrates / G. C. Williams // Proc. Roy. Soc. – London., 1979. – B205. – P. 567– 580.

97. Zilch A. Die Typen und Typoide des Natur-Museums Senckenberg, 14:
Mollusca Viviparidae / A. Zilch //Arch. Molluskenk. – 1955. – 84, 1/3. – P.45-86.
98. www.climond.org

Наукове видання

Андрійчук Тамара Вячеславівна

**ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ ДВОХ ВИДІВ КАЛЮЖНИЦЬ *VIVIPARUS*
VIVIPARUS (LINNAEUS, 1758) І *VIVIPARUS CONTECTUS* (MILLET, 1813)
(GASTROPODA, VIVIPARIDAE) У МЕЖАХ УКРАЇНИ**

Монографія

Житомир

Вид-во ЖДУ ім. І. Франка